ERNST HENTSCHEL

GRUNDZÜGE
DER
HYDROBIOLOGIE

Jena, Gustav Fischer

Bi
H

GRUNDZÜGE DER HYDROBIOLOGIE

VON

PROF. DR. ERNST HENTSCHEL

LEITER DER HYDROBIOLOGISCHEN ABTEILUNG DES ZOOLOGISCHEN STAATSINSTITUTS
ZU HAMBURG, PRIVATDOZENT AN DER HAMBURGISCHEN UNIVERSITÄT

MIT 100 ABBILDUNGEN IM TEXT

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

506193
6. 4. 50

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort.

Das Bedürfnis nach einer kurzen Zusammenfassung der Hauptergebnisse der Hydrobiologie besteht hauptsächlich für die Studierenden der biologischen Wissenschaften. Für sie ist dies Buch zunächst bestimmt. Es setzt Bekanntschaft mit den grundlegenden Vorlesungen oder Lehrbüchern der Botanik und Zoologie voraus und bringt das Gesamtgebiet der Hydrobiologie etwa in dem Umfange zur Darstellung, in dem es in einer zweistündigen Semestervorlesung behandelt werden kann.

Bei der außerordentlichen Fülle des Stoffes war eine beschränkende Auswahl und enge Umgrenzung notwendig. Auf die physikalisch-chemischen Vorbedingungen des Lebens im Wasser, auf die Methoden, auf die Anwendungen der Hydrobiologie konnte nur kurz eingegangen werden. Bezugnahme auf die Literatur im einzelnen, Beigabe ausführlicher zahlenmäßiger Belege u. a. war auf dem engen Raum nicht möglich, sofern das Hauptziel, die Grundprobleme der Hydrobiologie klar und anschaulich zur Darstellung zu bringen, erreicht werden sollte.

Inbetreff der Umgrenzung des Gebietes und der Gliederung des Stoffes sind bis jetzt keine allgemein anerkannten Grundsätze vorhanden, weder in der Gesamthydrobiologie, noch in ihren Teilgebieten, wie etwa Süßwasserbiologie, Meeresbiologie, Planktonkunde. Ich habe daher nach eigenem Gutdünken verfahren müssen. Die Begriffsbestimmung der Hydrobiologie, welche ich in der Einleitung (S. 1 u. 2) gebe, scheint mir den Vorzug zu haben, daß sie die Aufgabe klarer und einfacher bestimmt und daher auch die wissenschaftliche Selbständigkeit der Hydrobiologie besser begründet, als das bei einer weiteren Fassung des Begriffes möglich sein würde. Ich habe mich bemüht, den in der Begriffsbestimmung ausgedrückten Grundgedanken folgerichtig durchzuführen und den Kreis von Fragen, die sich aus ihm ergeben, nach Möglichkeit zu erschöpfen, ohne ihn zu überschreiten.

Unter den verschiedenen Einteilungsweisen, welche der Stoff zuließ, mußte die in Süßwasserbiologie und Meeresbiologie zurücktreten, wenn die Allgemeinbehandlung der Grundprobleme, die beiden gemeinsam sind, Hauptaufgabe sein sollte. In den Unterabteilungen konnten allerdings Meer und Binnengewässer bisweilen nur getrennt von einander behandelt werden. Die Gliederung des gesamten Stoffes in drei Hauptabschnitte, wie sie hier durchgeführt ist, stellt sich mir einigermaßen als ein historisches Ergebnis der bisherigen Entwicklung der Hydrobiologie dar.

Bei der Darstellung im einzelnen habe ich mich bemüht, durch zahlreiche Beispiele und Abbildungen die Anschauung des Lesers zu be-

reichern, da Anschauung bei einer Wissenschaft von großen Mannigfaltigkeiten vor allem notwendig ist. Ich nehme an, daß bei der Einfachheit der Gliederung des Stoffes trotzdem der leitende Gedankengang klar hervortritt. Mit der Verwendung fremdsprachlicher Fachausdrücke, die neuerdings in der Hydrobiologie sehr zahlreich werden, bin ich sparsam gewesen, und ich habe es möglichst vermieden, neue Begriffe dieser Art einzuführen. —

Mit freundlicher Anteilnahme hat Herr Prof. Dr. Hans Lohmann von Anfang bis zu Ende das Zustandekommen des Buches verfolgt und mir mit Rat und Tat daran geholfen. Es sei ihm herzlich dafür gedankt.

Hamburg, im Oktober 1922.

Ernst Hentschel.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

Begriff der Hydrobiologie. — Geschichtliche Entwicklung. — Einteilung. — Methoden.

Erster Abschnitt. **Das Einzelleben im Wasser** 8

1. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Individuen 9
   Salzgehalt. — Gelöste organische Substanzen. — Gase. — Schwebestoffe. — Bewegung des Mediums. — Druck. — Licht und Wärme.
2. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Arten. (Die erblichen Anpassungen an das Leben im Wasser) 18
   A. Atmung 19
   B. Lokalisation 31
   C. Ernährung 52
   D. Wahrnehmung 57
   E. Schutz gegen Gefahren 60
   F. Fortpflanzung und Entwicklung 66
3. Übersicht der Organismengruppen des Wassers 72
   Spaltpilze. — Spaltalgen. — Niedere echte Algen. — Höhere Algen. — Echte Pilze. — Flechten. — Gefäßpflanzen. — Einzellige Tiere (Protozoen). — Schwämme. — Hohltiere. — Niedere Würmer. — Höhere Würmer. — Weichtiere. — Tentaculaten. — Gliederfüßler. — Stachelhäuter und Verwandte. — Pfeilwürmer. — Wirbellose Chordatiere. — Wirbeltiere.

Zweiter Abschnitt. **Das Gemeinschaftsleben im Wasser** 86

1. Lebensgemeinschaften und Standortsbedingungen 89
   A. Im Wasser gelöste Stoffe 89
   B. Die Bewegung des Wassers 94
   C. Die Wärme 101
   D. Das Licht 104
   E. Die Schwebestoffe und Triebstoffe 105
   Die nicht hydrischen Standortsbedingungen 106
2. Die vitale Vereinigung der Organismen 107
   A. Fortpflanzungsbeziehungen 108
   B. Die Beziehungen auf Grund des Stoffkreislaufs 110
   C. Sonstige Beziehungen in den Lebensgemeinschaften 115
3. Der Einfluß der Lebensgemeinschaften auf das Wasser 116
4. Übersicht der Lebensgemeinschaften des Wassers 118
   A. Freiwassergemeinschaften 119
   B. Grenzwassergemeinschaften 121
      a) Grenzgemeinschaften des tieferen Wassers 122
         α) Oberflächengemeinschaften 122
         β) Bodengemeinschaften 122
      b) Flachwassergemeinschaften 126
         α) Flachwassergemeinschaften des Meeres 127
         β) Flachwassergemeinschaften des Binnenlandes 130
            αα) In stehendem Wasser 130
            ββ) In fließendem Wasser 132

Seite

Dritter Abschnitt. **Das Gesamtleben im Wasser** 135

1. Die Erfüllung des Wassers mit Lebewesen 136
   A. Die Verteilung der Individuen einer Art 136
   B. Die Verteilung der Arten 140
   C. Die Verteilung der Lebensgemeinschaften 143
2. Die Bevölkerung der verschiedenen Gewässerarten 144
   A. Das Meer 145
      a) Der offene Ozean 145
         α) Die Tiefenverteilung der Organismen 145
         β) Die horizontale Verteilung der Organismen 152
      b) Küsteneinflüsse und Flachsee 159
      c) Das Meer als Ganzes 170
   B. Die Binnengewässer 173
      a) Die strömenden Gewässer 173
      b) Die stehenden Gewässer 178
   C. Die Grenz- und Übergangsgewässer 190
3. Geographische Verbreitung der Lebewesen des Wassers 192
   A. Das Meer 193
      a) Die Tiefsee 193
      b) Die kalten Meere 194
      c) Gemäßigte Übergangsmeere 198
      d) Warmwassermeere 201
   B. Das Süßwasser 205
      Arktische Zone. — Nördliche gemäßigte Zone. — Warme Zone. — Südliche gemäßigte und kalte Zone.

Literaturverzeichnis 210

Sachregister 213

Grundzüge der Hydrobiologie

Einleitung.

Ihrer geschichtlichen Entwicklung nach ist die Hydrobiologie ein selbständig gewordener Zweig der Biologie, in dem sich zahlreiche zoologische und botanische Einzelerkenntnisse unter einem bestimmten Gesichtspunkte verbinden. Sie ist ein Teil der Biologie im engeren Sinne des Wortes, als der Lehre von den Beziehungen der Organismen zu ihrer Umgebung. Es handelt sich in ihr um einen besonderen Teil aller auf der Erde vorkommenden „Umgebung", nämlich um das Wasser, um das umgebende Wasser als Träger von Bedingungen des Lebens. Wir können dafür auch sagen: Als Medium des Lebens.

Das Wasser besitzt eine Anzahl Eigenschaften, die teils unmittelbar, teils indem sie die Eigenschaften der übrigen Umgebung umgestalten, Bau und Leben der Organismen in bestimmten Richtungen beeinflussen und bedingen. So fordern z. B. die mechanischen Eigenschaften des Wassers andere Bewegungsweisen und Bewegungsorgane als die der Luft. Der Einfluß des Wassers auf das Licht und seine verschiedenen Strahlengattungen bewirkt eine andere Verteilung der lichtbedürftigen Organismen unter dem Wasser als über dem Wasser. Die vielfache wechselseitige Abhängigkeit der Organismen voneinander hat zur Folge, daß die unmittelbaren Einflüsse auf die einen mittelbar auch die anderen treffen. So können selbst Luftorganismen in den Gedankenkreis der Hydrobiologie eintreten, während andererseits Wasserorganismen vorkommen können, die ihr mehr oder weniger gleichgültig sind, weil sie keine bemerkenswerten Beziehungen zum Wasser erkennen lassen. Nicht der Aufenthalt im Wasser, sondern die regelmäßige Beziehung zu ihm entscheidet darüber, ob ein Organismus die Hydrobiologie angeht oder nicht.

Da dem individualisierten Organismus das Wasser immer als ein zusammenhängendes und gleichförmiges Ganzes gegenübersteht, das neben ihm viele andere Organismen einschließt, hat die Hydrobiologie von früh auf ihr Augenmerk nicht nur auf die einzelnen Tiere und Pflanzen, sondern mit besonderer Vorliebe auch auf ihre Vergesellschaftungen, Gemeinschaften, Gesamtbestände gerichtet, die mehr oder weniger den gleichen Eigenschaftsgruppen des Wassers unterworfen sind. Jede Wassereinheit macht die in ihr lebenden Organismen zu einem einheitlichen Gegenstande der Hydrobiologie, die sich daher mit organismischen Einheiten jeden Umfanges, von dem einzelnen Tier bis zu dem Gesamtleben eines Ozeans oder des irdischen Wassers überhaupt, beschäftigt.

Als Begriffsbestimmung unserer so umgrenzten Wissenschaft mag der Satz gelten: Hydrobiologie ist die Wissenschaft von den

gesamten Beziehungen der Organismen zum umgebenden Wasser oder zum Wasser als Medium. Man kann allerdings den Begriff auch weiter fassen und sagen: Sie ist die Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen des Wassers zu ihrer gesamten Umgebung. In der Tat entspricht diese Umgrenzung mehr der praktischen hydrobiologischen Forschungstätigkeit und ihrer Literatur. Doch es wird damit nur angegeben, daß dieser Teil der Biologie sich mit einem bestimmten Ausschnitt der Natur beschäftigt. Das Wesentliche für die wissenschaftliche Selbständigkeit der Hydrobiologie ist aber der Umstand, daß dieser Ausschnitt der Natur ein nur ihm eigentümliches Problem stellt, nämlich die Erforschung der Beziehungen zwischen dem Leben und dem Medium Wasser.

Geschichtlich aus der Zoologie, Botanik, Hydrographie und anderen Wissenschaften sowie wirtschaftlichen Aufgabenkreisen herausgewachsen, stellt sich die Hydrobiologie vielfach noch heute als ein unselbständiges Zwischengebilde dar. Ihre Geschichte, die hier kurz skizziert werden soll, umfaßt im wesentlichen die Entwicklung mehrerer selbständiger Hauptprobleme, welche sich erst allmählich zu einer wissenschaftlichen Einheit zusammenschließen.

Bau und Lebensweise der Tiere und Pflanzen im Wasser sind seit langer Zeit, insbesondere seit Erfindung des Mikroskops, eifrig studiert worden, jedoch nur zum Teil unter hydrobiologischen Gesichtspunkten. Einen mächtigen Antrieb empfingen die Untersuchungen über Meerestiere durch die Begründung biologischer Stationen an den Küsten, deren erste, die Zoologische Station zu Neapel, 1870 von Anton Dohrn geschaffen wurde. Die auch dort zunächst vorwiegend morphologische Arbeitsweise nahm aus dem Werke Darwins und der reichen Entwicklung der Deszendenztheorie heraus den Anpassungsgedanken, wie überhaupt den Gedanken des Ablaufs des Lebens unter dem Einfluß der Umgebung allmählich mehr und mehr in sich auf. Die Grundlage hydrobiologischer Problemstellung war damit gegeben. Die Frage nach den Beziehungen der Organismen zu ihrem Medium und damit die Grundfrage der Hydrobiologie hat in voller Klarheit zuerst 1880 Karl Semper in seinem klassischen Buche „Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere“ gestellt.

Neben der morphologischen Forschung, die an den biologischen Stationen ihre höchste Blüte entfaltete, geht die Ausbreitung der Formenkenntnis, die Entwicklung der Systematik und der Kenntnis von der geographischen Verbreitung der Lebewesen des Wassers her, in der große überseeische Expeditionen die Hauptepochen bestimmten. Es ist insbesondere die Weltumsegelung des englischen Schiffes „Challenger“ von 1873—1876 zu nennen, welches alle Lebensbezirke des Ozeans, auch alle Tiefen eingehend durchforschte. Daß überall das Meerwasser von Leben erfüllt ist, insbesondere auch am tiefen Grunde des Ozeans noch Tiere leben und die landferne Hochsee von kleinsten Organismen, dem Plankton, durchsetzt ist, trat durch die Arbeiten dieser Expedition mit voller Deutlichkeit zutage.

Die durch große technische Schwierigkeiten gehemmte biologische Tiefseeforschung entwickelte sich nach der Challengerexpedition stetig, wenn auch nur langsam, weiter. Unter den zahlreichen Unternehmungen, die auf diesem Gebiete gearbeitet haben, ist die Deutsche Tiefseeexpedition von 1898/99 unter Carl Chun eine der bedeutendsten. Alle diese Expeditionen bearbeiteten die beiden bisher aufgestellten hydro-

biologischen Fragen, die Abhängigkeit der Organisation vom umgebenden Wasser und die Verteilung der Organismen im Wasser für das besondere Gebiet des Tierlebens in großen Meerestiefen mit vielfach sehr überraschenden Erfolgen.

Im Bereiche der Tiergeographie hatte sich naturgemäß im Laufe der Zeit viel hydrobiologisches Material angesammelt. Für zwei Hauptprobleme der marinen Tiergeographie ist es bemerkenswert, wie in ihnen von der anfänglich vorwiegend geologischen Betrachtungsweise mehr und mehr eine Umstellung auf hydrobiologische Gesichtspunkte eingetreten ist. Das eine ist das Problem der Korallenriffe. Charles Darwin hatte 1842 eine geistreiche Theorie aufgestellt, nach der alle Formen der Korallenriffe im wesentlichen durch die Senkung des Untergrundes bedingt sein sollten (s. unten S. 166). Spätere Theorien zogen mehr und mehr die Wirkung des Wassers auf die Korallen selbst und ihr Substrat zur Erklärung heran. Das andere Problem ist das der Bipolarität, d. h. der Erscheinung, daß arktische und antarktische Meeresfaunen eine merkwürdige Ähnlichkeit miteinander haben (s. unten S. 197). Georg Pfeffer hatte es 1891 zuerst aufgestellt und zunächst auf Grund der klimatischen Verhältnisse früherer Erdperioden eine Erklärung dafür gesucht. Später, insbesondere unter dem Einfluß der Tiefseeforschung, wandte man sich mehr Erklärungsversuchen auf Grund der gegenwärtigen Temperaturverhältnisse der Meere zu.

Diese beiden Probleme beziehen sich auf das Leben im Flachwasser, einerseits der Polargebiete, andererseits der Tropen. Das Flachwasser der gemäßigten Zonen und ebenso das Süßwasser, die Arbeitsbereiche, in denen über die Einzelgestaltung und das Einzelleben von Tieren und Pflanzen die reichsten Ergebnisse erzielt wurden, boten zunächst keine derartig umfassenden Aufgaben inbetreff des allgemeinen Lebens im Wasser. Jedoch wurde die Frage der Tiefenschichtung der Organismenverteilung schon früh, wenn auch unvollkommen, für das Meer (Forbes, Oerstedt), später auch für das Süßwasser gestellt und kausal zu beantworten versucht. Sie gewann eine besondere Belebung und Bereicherung, als die Planktonforschung sich entwickelte und eine Schichtung der Organismen im freien Wasser nachgewiesen wurde, die rhythmischen Schwankungen unterliegt. — Eine andere Flachwasserangelegenheit ist das allerdings wesentlich tiergeographische Reliktenproblem, indem es sich um die historische Erklärung gewisser merkwürdiger Fälle der Verbreitung von Süßwassertieren handelt.

Tiefseeforschung und Planktonforschung führten auch im Bereich des Süßwassers zur Stellung größerer Allgemeinaufgaben. Forel eröffnete seit 1874 durch seine allseitige Untersuchung des Genfer Sees und die Entdeckung einer Tiefenfauna in ihm das Arbeitsgebiet, welches später mehr und mehr zum Hauptgebiet der biologischen Erforschung der süßen Gewässer geworden ist, das der Seenforschung. Die Seen waren als natürliche Wasserindividuen von einer gewissen, doch nicht zu bedeutenden Größe die besten Gegenstände für die sehr verlockende Aufgabe, einen geschlossenen Lebensbezirk erschöpfend zu untersuchen.

Seit etwa dem Jahre 1887 war in der Hydrobiologie das Plankton unbedingt in den Vordergrund des allgemeinen Interesses getreten, und es hat, was die großen, umfassenden, ganze Gewässer betreffenden Aufgaben anbelangt, diese Stellung behalten. Schon lange zuvor, etwa um 1845, hatte Johannes Müller, der Berliner Physiologe, erkannt, daß mit Hilfe filtrierender Gasenetze ein quantitativer Planktonfang möglich

sein würde. Viktor Hensen, der Begründer der modernen Planktonforschung, baute zuerst solche quantitativ fischenden Netze und arbeitete Zählmethoden für das Plankton aus. Dabei war sein leitender Gedanke der, daß es auf diesem Wege möglich sein müsse, in den Stoffwechsel des Meeres einzudringen, für den das Plankton von größter Bedeutung ist. Er gewann so die Möglichkeit, durch Stichproben, welche er mittels vertikaler Netzzüge erlangte, größere Wassermassen inbezug auf ihre Bevölkerung genau zu kennzeichnen. Diese Methode wurde im Jahre 1889 auf der Planktonexpedition durch den nordatlantischen Ozean in großem Maßstabe ausgenutzt. Es konnte so zum ersten Male ein deutliches Bild von der Verteilung und Dichtigkeit der Lebewesen in der Hochsee entworfen werden. Auf der „Deutschland"-Expedition im Jahre 1911 wurde von Hans Lohmann vermöge der inzwischen vervollkommneten Methoden auch die Tiefenverbreitung der planktonischen Organismen zum ersten Male so erfolgreich mit berücksichtigt, daß die Hydrobiologie hinter der Hydrographie an Exaktheit der Ergebnisse kaum noch zurückstand. Vermöge der Vollkommenheit ihrer Methoden ist die Planktonforschung über alle anderen Gebiete der Hydrobiologie emporgewachsen.

Die Arbeit über die Organisation einzelner Tiere und Pflanzen und ihre Bedingtheit durch das Wasser wurde gleichzeitig am Plankton auf neue Gegenstände gerichtet. Neben dem Hauptproblem des Schwebens der Planktonten forderten allerlei andere Fragen der Organisation eine Lösung. Unter zahlreichen Forschern hat besonders Carl Chun durch methodisches Vorgehen hierin Wichtiges geleistet.

Andererseits führte die Planktonforschung, die im Grunde bestrebt war, das Leben des Wassers als ein großes Ganzes zu betrachten, naturgemäß auf die Frage nach dem Stoffhaushalt des Meeres, in deren Bearbeitung seit langer Zeit Karl Brandt führend ist. Sie steht heute vielleicht im Brennpunkt der Hydrobiologie. Es handelt sich darum, die Verteilung der Organismen, insbesondere des Planktons, nach Raum, Zeit und Menge, oder die Produktionskraft der verschiedenen Meeresgebiete aus den zur Verfügung stehenden Stoff- (auch Energie-)mengen und der Art der Verwertung, welche sie im Leben der Organismen finden, zu verstehen.

Mit Stoffwechselproblemen im Süßwasser hat es in ihren Kernfragen auch die in den letzten Jahrzehnten breit entwickelte Abwasserbiologie zu tun, ein durch wirtschaftliche Ziele bestimmtes Gebiet der Hydrobiologie. In ihr handelt es sich zunächst um Rückschlüsse auf die Beschaffenheit des Wassers aus seinen Organismenbeständen. Weiter aber kommt es auf ein tieferes Verstehen der betreffenden Erscheinungen aus dem Stoffhaushalt der Gewässer an, wie er sich hier in dem besonderen Vorgange der sogenannten Selbstreinigung des Wassers kundgibt.

In neuester Zeit hat ein nicht auf das Leben im Wasser beschränktes Untersuchungsgebiet innerhalb der Hydrobiologie viele Arbeitskräfte auf sich gezogen, das der Biocönotik, der Lehre von den Lebensgemeinschaften. Die Forschung steht auch hier in vielfach engem Zusammenhange mit den Gesamthaushalts- und Stoffaustauschproblemen, um die sich mehr und mehr alle wichtigen Einzelfragen der Hydrobiologie zu gruppieren scheinen. Der Begriff der Lebensgemeinschaft wurde im Jahre 1877 von Karl Möbius aufgestellt, aber erst viel später, hauptsächlich unter dem Einfluß der sich entwickelnden quantitativen Methoden, die mehr und mehr auf alle Arten Lebensgemeinschaften ausgedehnt wurden, wirklich nutzbar gemacht.

Man kann, wie schon aus dieser kurzen Übersicht der einander durchkreuzenden Entwicklungswege zu folgern ist, gewisse Unterabteilungen innerhalb der Hydrobiologie unterscheiden, die sich teils geschichtlich herausgebildet haben, teils nach stofflichen und methodischen Gesichtspunkten aufgestellt worden sind. Die Einteilung in Meeres- und Süßwasserbiologie ist eine mehr praktische als wissenschaftliche, denn ein grundsätzlicher Unterschied ihrer Aufgaben und Methoden besteht nicht. Eine unzweifelhaft selbständige Stellung nimmt innerhalb der Wissenschaft die angewandte Hydrobiologie ein, die sich von der allgemeinen Hydrobiologie in der Fragestellung, der nicht wissenschaftlich, sondern wirtschaftlich bestimmten Fragestellung, unterscheidet. Aus der rein wissenschaftlichen Hydrobiologie hebt sich nach Geschichte, Stoff und Methoden aufs deutlichste die Planktonforschung hervor. Man versteht bekanntlich unter Plankton die Gesamtheit der im Wasser ohne wesentliche selbständige Ortsbewegung frei schwebenden Organismen. Diesem Begriff hat Haeckel den des Benthos (später oft Benthal genannt) für die Bodenorganismen und den des Nekton für die selbständig schwimmenden Tiere an die Seite gestellt. Von entsprechenden besonderen Forschungszweigen neben der Planktonkunde kann jedoch kaum gesprochen werden, vielmehr scheint, je mehr sich die Methoden auch in bezug auf diese beiden entwickeln, trotz der stofflichen Verschiedenheit ein enges Zusammenschließen der dreierlei Untersuchungsgebiete wieder notwendig zu werden. Lohmann hat innerhalb der Planktonforschung eine Unterscheidung zweier Aufgaben eingeführt, die sich ohne Schwierigkeit auf die gesamte Hydrobiologie ausdehnen läßt. Er spricht von dem Gestaltungsproblem und dem Bevölkerungsproblem. Da würde es sich also einerseits darum handeln, wie die Organisation der Tiere und Pflanzen durch das umgebende Wasser bedingt wird, andererseits darum, wie und nach welchen Regeln das Wasser von Organismen erfüllt ist. Im vorliegenden Buche soll eine mit dieser verwandte Einteilung in drei Hauptabschnitte angewendet werden; ich unterscheide die Lehre vom Einzelleben (Monobiotik), die vom Gemeinschaftsleben (Cönobiotik) und die vom Gesamtleben (Holobiotik) der Organismen im Wasser. Die Bedeutung dieser Begriffe, soweit sie nicht schon aus den Worten hervorgeht, wird unten (S. 8, 86 u. 135) genauer erklärt.

Die Methoden, welche der Hydrobiologie zur Gewinnung ihrer Ergebnisse dienen, gleichen denen der Zoologie und der Botanik, soweit es sich um die Untersuchung einzelner Arten oder um die Feststellung und Vergleichung von Floren und Faunen der Gewässer handelt. Sie sollen darum hier nicht besonders besprochen werden. Auch das Studium zusammengesetzter organismischer Gemeinschaften, das von so großer Bedeutung für unsere Wissenschaft ist, läßt sich mit denselben Methoden weitgehend fördern; in vielen Fällen verlangt es jedoch quantitative Hilfsmittel. Zuerst von Hensen für die Planktonforschung begründet und auf der Planktonexpedition in großem Stil angewendet, sind diese Methoden später von anderen weiter ausgearbeitet und auf alle Teile der Bevölkerung des Wassers übertragen worden. Es sind mancherlei quantitativ arbeitende Fanggeräte hergestellt, Zählungsmethoden und quantitative Darstellungsmethoden ausgearbeitet und besondere Mittel zur Deutung der so gewonnenen Ergebnisse erfunden worden. Nur die Grundgedanken dieser Arbeitsweisen können hier hervorgehoben werden. Es handelt sich um eine Beurteilung der Organismenmengen auf Grund von Stichproben. Bestimmte Wasserquanten oder Bodenflächen werden

ihres Organismengehaltes beraubt, entweder unmittelbar bei der Entnahme oder nach der Entnahme. So soll z. B. ein quantitatives Planktonnetz (Fig. 1) an Ort und Stelle das Plankton aus dem durchfischten Wasser herausziehen, während ein Bodengreifer (Fig. 2) das betreffende Bodenstück heraushebt, welches dann mit Sieben weiter behandelt wird. Die Ergebnisse pflegen sicherer zu sein, wenn Entnahme und Aussonderung getrennt, letztere möglichst erst im Arbeitsraum, stattfinden. Zur Entnahme dienen Schöpf-, Pump- und andere Verfahren, zur Aussonderung alle Arten Seihverfahren (Netze, Siebe, Filter) oder Absitzverfahren, mit oder ohne Zentrifugierung. Besondere Schwierigkeiten hat die quantitative Untersuchung bei den nektonischen Organismen, wo meist nur die fischereilichen Ergebnisse zur Grundlage dienen können, und bei dem Bewuchs an festen Substraten, wo man auf dem Umwege über die Auslegung oder Aushängung künstlicher Substrate, ebener Platten von Schiefer, Glas, Stein quantitative Ergebnisse erzielen kann.

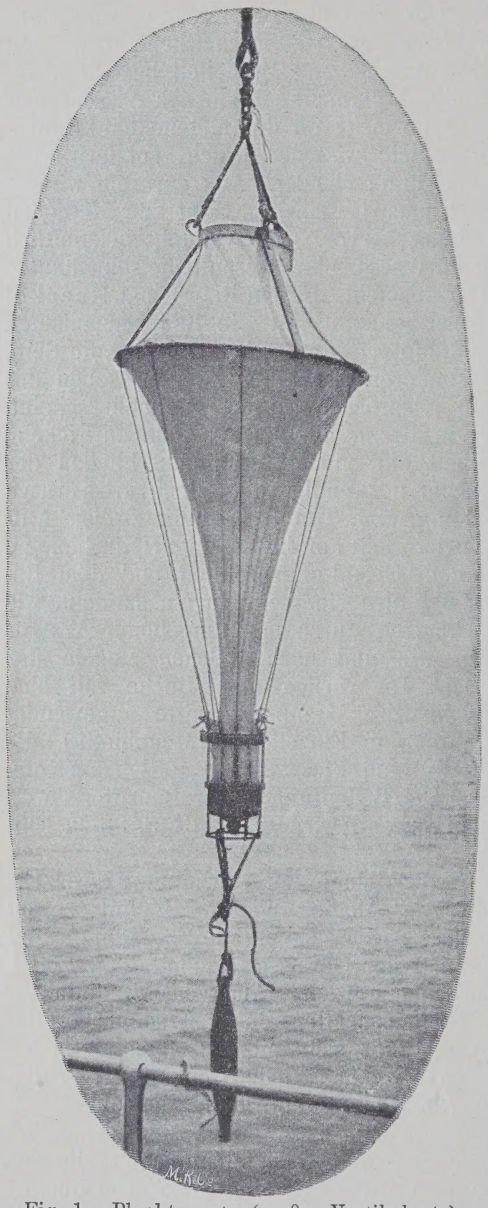


Fig. 1. Planktonnetz (großes Vertikalnetz). Nach Chun.

Zahlreiche, je nach dem Gegenstande sehr verschiedenartige Kunstgriffe dienen dazu, die Zählung vorzubereiten und ihr Ergebnis zu sichern. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Zählung ebenso wie alle anderen Teile der Arbeit von den Gesichtspunkten der Wahrscheinlichkeitsrechnung beherrscht werden muß. Die Darstellung der rein zahlenmäßigen Ergebnisse pflegt in erster Linie die tabellarische, in zweiter die graphische zu sein. Beide gestatten die Ausnutzung der Wertreihen durch Vergleich. Außerdem sind sie, und zumal die letztere, geeignet, Abhängigkeiten verschiedener Wertreihen voneinander zur Anschauung zu bringen, auf die es in der Hydrobiologie als einer Wissenschaft von Beziehungen

verschiedener Erscheinungsgruppen zueinander besonders ankommt. Vielfach nähert sich die Hydrobiologie in ihren Methoden der Hydrographie, die es mit der Physik und Chemie des Wassers zu tun hat, die also, vom Standpunkt des Hydrobiologen gesehen, das Medium analysiert und deswegen sich aufs engste mit der Hydrobiologie berührt.

Methodisch ihre eigenen Wege geht zum Teil die angewandte Hydrobiologie. Man versteht darunter im wesentlichen nur die Abwasserforschung. Allerdings arbeitet auch die Fischereibiologie in enger Berührung mit der Hydrobiologie und vielfach mit ihren Methoden, aber ihr Schwerpunkt liegt nicht eigentlich in deren Gebiet. Die Abwasserbiologie führt vor allem die Begriffe Verunreinigung und Reinigung ein. Sie sucht zunächst die Arten und Grade der Verunreinigung von Gewässern nach den Organismen, die darin leben, den Mengen, in denen sie vorkommen, dem Zustande, in dem sie sich befinden, und den Lebensgemeinschaften, die sie zusammensetzen, festzustellen und aus der Lage und Ausdehnung der Verunreinigungsgebiete die Ursachen der Verunreinigung zu bestimmen. Weiter hat sie die Lebensweise der in Betracht kommenden Organismen und ihre Bedeutung für den Stoffhaushalt des Gewässers zu untersuchen, um die allmählich stattfindende Umwandlung des verunreinigten in reines Wasser, die Selbstreinigung, soweit sie ein biologischer Vorgang ist, kennen zu lernen, die Gefahren, welche bei diesem Vorgang auftreten, zu erkennen und ihre Vermeidbarkeit zu beurteilen.

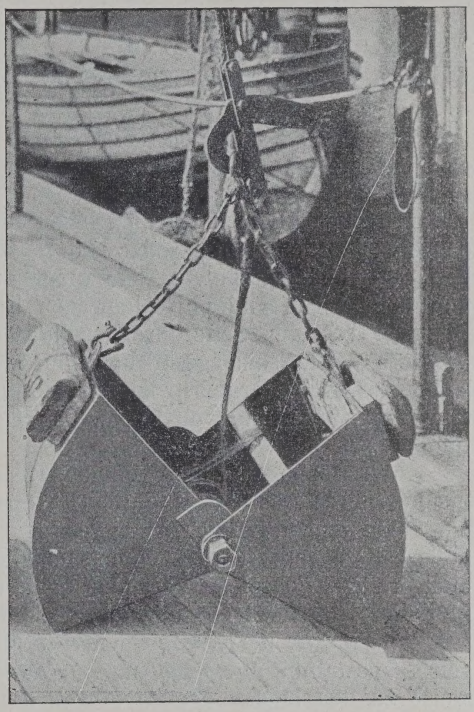


Fig. 2. Bodengreifer zur Entnahme des Materials von $^1/_{10}$ qm Fläche. Nach C. G. Joh. Petersen.

ihres Organismengehaltes beraubt, entweder unmittelbar bei der Entnahme oder nach der Entnahme. So soll z. B. ein quantitatives Planktonnetz (Fig. 1) an Ort und Stelle das Plankton aus dem durchfischten Wasser herausziehen, während ein Bodengreifer (Fig. 2) das betreffende Bodenstück heraushebt, welches dann mit Sieben weiter behandelt wird. Die Ergebnisse pflegen sicherer zu sein, wenn Entnahme und Aussonderung getrennt, letztere möglichst erst im Arbeitsraum, stattfinden. Zur Entnahme dienen Schöpf-, Pump- und andere Verfahren, zur Aussonderung alle Arten Seihverfahren (Netze, Siebe, Filter) oder Absitzverfahren, mit oder ohne Zentrifugierung. Besondere Schwierigkeiten hat die quantitative Untersuchung bei den nektonischen Organismen, wo meist nur die fischereilichen Ergebnisse zur Grundlage dienen können, und bei dem Bewuchs an festen Substraten, wo man auf dem Umwege über die Auslegung oder Aushängung künstlicher Substrate, ebener Platten von Schiefer, Glas, Stein quantitative Ergebnisse erzielen kann.

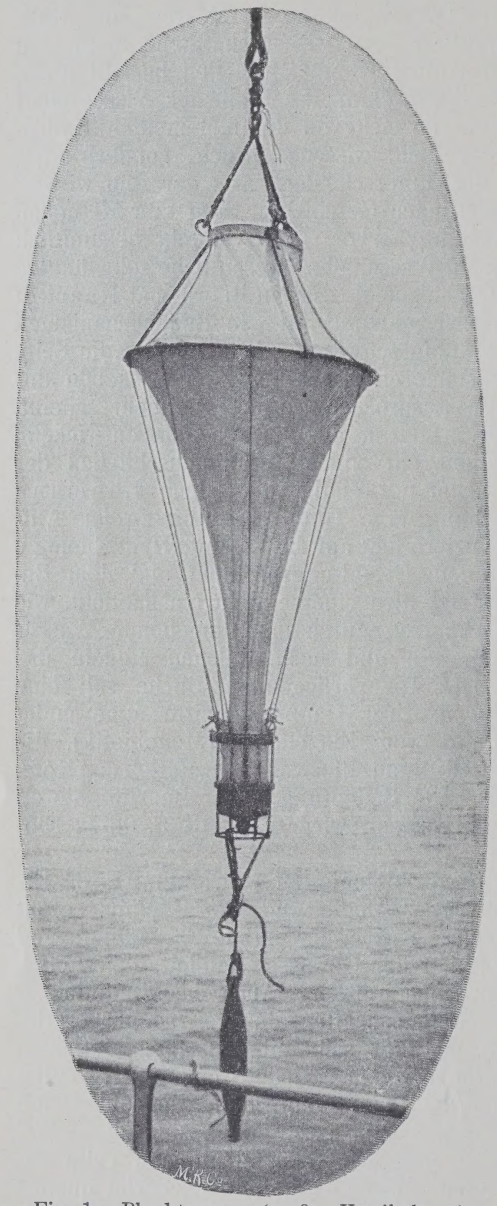


Fig. 1. Planktonnetz (großes Vertikalnetz). Nach Chun.

Zahlreiche, je nach dem Gegenstande sehr verschiedenartige Kunstgriffe dienen dazu, die Zählung vorzubereiten und ihr Ergebnis zu sichern. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Zählung ebenso wie alle anderen Teile der Arbeit von den Gesichtspunkten der Wahrscheinlichkeitsrechnung beherrscht werden muß. Die Darstellung der rein zahlenmäßigen Ergebnisse pflegt in erster Linie die tabellarische, in zweiter die graphische zu sein. Beide gestatten die Ausnutzung der Wertreihen durch Vergleich. Außerdem sind sie, und zumal die letztere, geeignet, Abhängigkeiten verschiedener Wertreihen voneinander zur Anschauung zu bringen, auf die es in der Hydrobiologie als einer Wissenschaft von Beziehungen

Daneben erfordern aber auch die physikalischen und chemischen Verschiedenheiten der beiden viele Unterschiede in Körperbau und Lebensweise der Organismen. Es kommt dabei hauptsächlich darauf an, daß das Wasser ein Lösungsmittel für Salze, daß es dichter, daß es schwerer und daß es viel lichthemmender als Luft ist. Vieles andere kommt noch hinzu.

Trotz alledem hat aber die Regel von der Bindung des Typus an das Medium zahlreiche Ausnahmen in Einzelfällen. Sie beleuchten oft in sehr eigentümlicher Weise das Verhältnis zwischen Organismen und Medien. Es handelt sich einerseits um Lebewesen, die regelmäßig die Grenze zwischen Wasser und Luft überschreiten, andererseits um solche, die dauernde Beziehungen zu beiden Medien haben und daher an die Grenze zwischen ihnen gebunden sind.

Diese letzteren zeigen viele Anpassungen an die Besonderheiten der Lebensbedingungen, welche an der Mediengrenze bestehen; Anpassungen in bezug auf die Bewegung, die Atmung, die Ernährung, die Wahrnehmung, den Schutz gegen Gefahren, die Fortpflanzung und die Entwicklung. Davon wird vieles später besprochen werden. Diese Grenzgebundenheit findet nun nicht statt, weil der Übergang von dem einen zum anderen Medium leicht wäre, sondern gerade umgekehrt, weil er schwer ist. Es handelt sich meist um Organismen, welche aus dem Medium, dem sie ihrer Verwandtschaft nach angehören, zum Leben in dem anderen Medium übergegangen sind, sich aber nicht vollständig, in allen ihren Organen und Funktionen, von dem alten Medium haben loslösen können. In vielen Fällen ist es z. B. die Atmung, welche den Übergang des Lufttieres oder der Luftpflanze zum Wasser nicht mitmacht.

Daß die Grenze zwischen Wasser und Luft eine scharfe, schwer überschreitbare ist, beweist auch jene andere Gruppe von Zweimedientieren. Einerseits kommen die in Betracht, welche nur einmal zu bestimmter Lebenszeit die Grenze überschreiten, wie z. B. die amphibiotischen Insekten, die als Larven im Wasser, erwachsen aber in der Luft leben. Ich werde später (S. 70) an Beispielen zeigen können, wie gefährlich dieser Augenblick des Überganges für die betreffenden Tiere werden kann. Andere aber wechseln wiederholt, unter Umständen mehrfach am Tage, das Medium. Das sind jedoch nur wenige. Man findet bei ihnen gewöhnlich einen ausgeprägten Schutz der Haut gegen Verdunstung und meist zweierlei Atmungsorgane. Die auffallendsten Beispiele der Art bieten neben den Landkrabben die an Land gehenden Fische (S. 30), wie der Schlammspringer *(Periophthalmus)* der Mangrovesümpfe und der Kletterfisch *(Anabas)*.

1. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Individuen.

Bei der Untersuchung der Wirkung des Wassers auf die einzelnen Organismen soll zunächst nicht von den erblich feststehenden Anpassungen der Arten an das flüssige Medium gesprochen werden, sondern von denen, die innerhalb des Spielraums, den die Art gestattet, durch Einflüsse auf das individuelle Leben der Tiere und Pflanzen oder auf mehr oder weniger selbständige Individuenbestände zustande kommen.

Man wird diese Wirkungen auf die Organismen erkennen, wenn man ihren Zustand und ihr Verhalten in Wässern verschiedener Beschaffenheit vergleichend betrachtet. Wasser mit Luft verglichen zeigt

Erster Abschnitt.

Das Einzelleben im Wasser.

Die Lehre von dem Einzelleben im Wasser (Monobiotik) betrachtet das einzelne Individuum oder die einzelne Art zunächst für sich allein in ihrer Abhängigkeit von dem umgebenden Wasser. Sie versucht, die morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten der Tiere und Pflanzen von der Seite ihrer Bedingtheit durch die Eigenschaften des Wassers sowie seiner örtlichen und zeitlichen Besonderheiten zu verstehen. Durch Vergleich kommt sie von der Betrachtung der Einzelfälle zur Aufstellung von Typen und Gruppen der Lebens- und Gestaltungsweisen im Wasser.

Wir gehen also hier von der Grundtatsache aus, daß jeder Organismus der Veränderung durch Faktoren seiner Umgebung zugänglich ist. Wie und auf welchen Wegen das möglich sei, ist eine Frage, die außerhalb unseres Untersuchungsgebietes liegt. Ohne Zweifel wirken in allen Fällen, wo solche Veränderungen eintreten, die Kräfte des Wassers und die Kräfte des Organismus zusammen.

Wenn wir die Organismentypen des gesamten Pflanzen- und Tierreichs daraufhin überschauen, wie sich ihre Organisation und Lebensweise zu den beiden großen Medien Luft und Wasser verhält, so finden wir als Regel, daß im allgemeinen jeder Typus einem bestimmten Medium zugehört. Unter den niederen Tieren und Pflanzen finden wir vorwiegend Wassertypen, unter den höheren viele Lufttypen. Manche Typen sind allerdings dieser Regel nicht unterworfen, wie etwa die Monokotyledonen und die Amphibien, aber das sind Ausnahmen.

Dieses Verhältnis der Organisationstypen zu den Lebensmedien ist sehr begreiflich, denn zwischen Luft und Wasser als Medien, d. h. als Umgebung von Organismen, bestehen ja viele und große Unterschiede. Der wichtigste liegt darin, daß das Wasser eine für jeden Organismus unumgänglich notwendige Substanz ist, während Luft das nicht ist. Tier und Pflanze leben im Wasser in einem Medium, welches sie nicht nur umgibt, sondern auch durchdringt. Die Luftorganismen sind auch von Wasser durchdrungen, aber nicht mehr davon umgeben. Tiere und Pflanzen verlieren in der Luft unablässig Wasser, müssen unablässig Wasser ersetzen und bedürfen gewöhnlich eines Schutzes gegen allzugroßen Wasserverlust. Die des Wassers dagegen verlieren im allgemeinen kein Wasser, weil sie es in überreicher Fülle um sich her haben. Jene können leicht austrocknen, diese nicht. Nässe einerseits, Trockenheit andererseits, darin beruht der Grundunterschied von Luft und Wasser als Medien.

see bis zur östlichen Ostsee beobachtet, vielleicht ist auch das eine Wirkung dieses Faktors.

Die Grenze zwischen zwei Arten zu verwischen vermögen Salzgehaltsveränderungen augenscheinlich nicht. Es wurde früher behauptet, daß ein in südrussischen, stark salzigen Limanen, außerdem auch hier und da in Salinenteichen lebender Krebs, *Artemia salina* (Fig. 3), durch Aussüßung in die nahe verwandte Süßwasserart *Branchipus stagnalis* umgewandelt werden könne. Das ist später widerlegt worden; doch ist bewiesen, daß eine Umgestaltung des Tieres durch Aufzucht bei verändertem Salzgehalt möglich ist. Das Salz kann also auch hier innerhalb des Spielraums der Art mitbestimmend für die Gestalt sein.

Im allgemeinen bestätigen die experimentellen Untersuchungen nur zum Teil das, was man inbetreff der Salzgehaltswirkungen aus den vergleichenden Beobachtungen im Freien schließen möchte. Es ist möglich, daß in manchen Fällen auch andere Umstände, wie z. B. in der östlichen Ostsee die starken Temperaturdifferenzen, als Ursachen mitwirken. Die entsprechenden an Algen gemachten Versuche zeigen kein allgemeines klares Ergebnis, bestätigen aber in vielen Fällen die Schlüsse aus den Beobachtungen im Freien. Im allgemeinen führen die verschiedenen Versuche auf die Annahme hin, daß es für die Pflanzen und wohl auch die Tiere des Meeres ein Optimum des Salzgehalts gibt, in dem sie am besten gedeihen, und das für die meisten etwa bei 3,5 % liegt. Niedere Konzentrationen, bis hinab zu 0,3 oder 0,2 % können viele ertragen, ebenso höhere. Die Grünalgen *Ulva* und *Enteromorpha* z. B. leben noch bei 10 bis 13 %, leben dauernd allerdings nur bei etwa 7 %. Je weiter sich der Salzgehalt des Mediums von dem optimalen Zustande entfernt, um so mehr wird der Organismus geschwächt, bis er am Ende zugrunde geht.

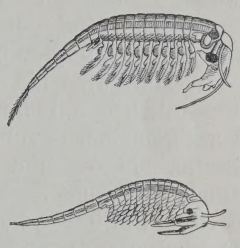


Fig. 3. a *Branchipus stagnalis*. b *Artemia salina*. Nach Semper.

Die Überführung aus dem Süßwasser in Salzwasser gelingt bei vielen Tieren und Pflanzen, sofern sie langsam geschieht, bei anderen jedoch, z. B. Amphibien, gelingt sie nicht. Aale, die ja regelmäßige Wanderungen zwischen Süßwasser und Meer ausführen, sterben, sofern man sie unmittelbar in Salzwasser überführt. Treten sie langsam ein, so wird der Zustand ihrer Körperflüssigkeit entsprechend dem äußeren Salzgehalt allmählich verändert, und sie bleiben lebend. Süßwasseralgen, langsam in Salzwasser übergeführt, zeigen eine Vergrößerung ihrer Zellen und Verstärkung der Zellmembranen.

Man erklärt bei den Pflanzen die Salzgehaltswirkungen im allgemeinen aus einer osmotischen Veränderung des Turgors. Das mag in der Hauptsache richtig sein, doch kommt wohl anderes hinzu. So wird z. B. bei einer Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit durch Veränderung der Konzentration der Salzlösung, wie sie sich in einer Anzahl von Fällen sehr deutlich nachweisen läßt, eine chemische Wirkungsweise angenommen.

Wie die einzelnen im Meerwasser enthaltenen Salze zusammenwirken, welche Erscheinungen auf das eine, welche auf das andere zurückzuführen sind, ist im allgemeinen wenig bekannt, doch weiß man in einzelnen Fällen, welche Salze für die Entwicklung einer Tierart notwendig, welche gleichgültig sind. Daß die Einführung von Bestandteilen, die im Meerwasser keine Rolle spielen, umgestaltend auf sich entwickelnde Organismen

wirken kann, ist mehrfach bewiesen. Wenn man die Eier von Seeigeln der Einwirkung von Kalium- oder Lithiumsalzen aussetzt, so ändern die Larven dieser Tiere beträchtlich ab. Nicht anders wirkt die Entziehung wesentlicher Bestandteile des Seewassers. Fehlt es z. B. an Stickstoffsalzen, so verlängern sich die Zellen mancher Algen, während die Chromatophoren im Wachstum zurückbleiben und verblassen, und die Bildung von Geschlechtsorganen wird dadurch gefördert.

Daß der Gehalt des Wassers an Nährsalzen für das Leben der Pflanzen, insbesondere auch für die Teilungsgeschwindigkeit der einzelligen Algen des Planktons, von größter Bedeutung ist, kann fast als selbstverständlich bezeichnet werden und läßt sich nachweisen. Die Unentbehrlichkeit aller dieser Nährstoffe bringt es mit sich, daß gerade diejenigen, an denen Mangel besteht, besonders bestimmend für den Ablauf der Lebensvorgänge sind, wie später ausführlicher erörtert werden soll. Daß es aber nicht auf günstige Salzgehaltsverhältnisse allein ankommt, haben Kulturversuche mit Diatomeen *(Thalassiosira)* wahrscheinlich gemacht. In sorgfältig zusammengesetztem künstlichem Seewasser gediehen sie nicht; sie kamen aber alsbald zu lebhafter Entwicklung, wenn dem Wasser eine ganz geringe Menge, etwa nur 1 %, natürlichen Seewassers zugesetzt wurde. Weitere Versuche zeigten, daß wahrscheinlich organische Verbindungen spurenweise vorhanden sein müssen, die für die Entwicklung unbedingt notwendig sind.

Man wird die Ergebnisse über die besondere Frage der Salze im wesentlichen auf die Wirkung von gelösten Stoffen im Wasser überhaupt verallgemeinernd übertragen können, sowohl was die Qualität dieser Stoffe, als was die Stärke der Lösungen betrifft. Einige wenige Beispiele sollen das noch zeigen. Über die Wirkung gelöster organischer Substanzen hat neuerdings die Abwasserbiologie manches ergeben. Die Erscheinungsform eines Organismus entspricht in abwasserreichen Gewässern bisweilen dem Grade der Verunreinigung in erkennbarer Weise. Die Vorticellide *Carchesium polypinum* bildet eine besondere Abwasserform, die als *C. lachmanni* beschrieben worden ist. Ein in verunreinigten Gewässern sehr gewöhnlicher Pilz, eine sogenannte Fadenbakterie, hat eine charakteristisch verzweigte Form, *Cladothrix dichotoma* genannt (Fig. 44), und eine unverzweigte namens *Sphaerotilus natans,* jene in schwächer, diese in stärker verschmutztem Wasser. Auch Farbenunterschiede scheinen bei manchen Organismen *(Cordylophora)* mit Verunreinigungen zusammenzuhängen. Ohne Zweifel gibt es auf diesem Gebiete noch viele uns unbekannte Wirkungen.

Allerdings wissen wir in diesen Fällen oft nicht, ob es sich um einen unmittelbaren Einfluß jener Substanzen handelt oder um einen mittelbaren. Denn die fäulnisfähigen Stoffe beeinflussen den Gehalt des Wassers an Gasen, sie bewirken insbesondere eine beträchtliche „Sauerstoffzehrung". Sauerstoffmangel ist ein allgemeines wichtiges, eines der biologisch wichtigsten Kennzeichen der Abwässer. Daß aber der Gehalt an den lebenswichtigen Gasen, Sauerstoff und Kohlensäure, gegebenenfalls der Gehalt an giftigen Gasen, z. B. Schwefelwasserstoff, die Lebensäußerungen von Tier und Pflanze stark beeinflußt, ist nicht zu bezweifeln. Charakteristisch ist das schnelle Absterben vieler Organismen, ganz besonders solcher aus stark strömenden Gewässern, sobald sie in stehendes, sauerstoffarmes Wasser gebracht werden. Ferner sind in weitestem Umfange die Bewegungen der Tiere durch Sauerstoffmangel veranlaßt. Wenn Flagellaten oder Ciliaten sich an einem Luftbläschen ansammeln, wenn

Fische in heißen Sommertagen an der Wasseroberfläche nach Luft schnappen, so ist es der ungenügende Gasgehalt des Wassers, der sie dazu zwingt. Auch Pflanzen dürfte er sowohl unmittelbar auf physikalisch-chemische Weise, wie als Reiz beeinflussen. Wirkung von Kohlensäure ist als Bewegungsreiz, z. B. bei Ciliaten, zu beobachten. Bei *Scenedesmus* befördert sie die Zellvermehrung und Koloniebildung. Gestaltsveränderungen unter dem Einfluß verschiedenen Gasgehalts im Wasser sind dagegen nicht sicher bekannt.

Wie jedes Wasser einen gewissen Gehalt an löslichen Stoffen besitzt, so hat es auch einen Gehalt an fein verteilten Schwebestoffen, lebenden und toten, an Detritus und Plankton. Ihre Wirkung auf die Organismen ist insofern eine ähnliche wie die vieler gelöster Stoffe, als sie, und zwar beide, auch der tote Detritus, als Nährstoffe in den Stoffkreislauf der Organismen, natürlich nur der Tiere, eingreifen. Es läßt sich nachweisen, daß festsitzende oder künstlich an einen Ort im freiem Wasser gebundene Organismen um so kräftiger wachsen, je reichlichere Nahrung an Schwebestoffen ihnen zur Verfügung steht. So zeigte sich z. B., daß Balaniden an verschiedenen Stellen eines Schiffes, an dem sie

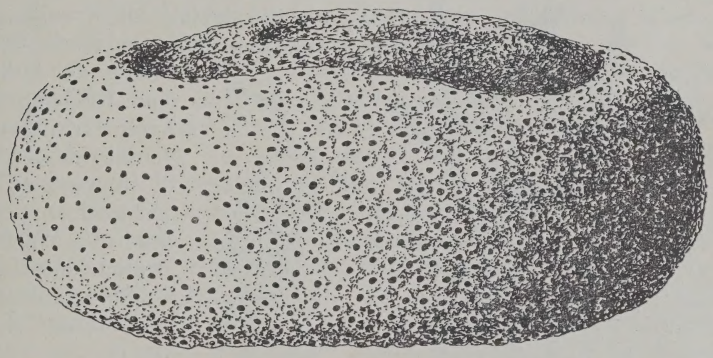


Fig. 4. Korallenstock, an dem die Polypen der oberen Fläche durch Sediment abgetötet sind. Orig.

sich angesiedelt hatten, um so kräftiger gewachsen waren, je weniger dicht sie saßen, jedenfalls wohl, weil um so geringer der Wettbewerb um die schwebende Nahrung war. In der Elbe bei Hamburg wuchsen Muscheln *(Sphaerium)*, welche frei im Wasser aufgehängt wurden, um so stärker, je näher den Sielmündungen sie sich befanden. Der Detritus hat aber auf Bodenorganismen noch eine zweite Wirkung. Durch seine Ablagerung in stillem Wasser deckt er festsitzende Organismen mehr oder weniger zu, erstickt sie oft oder beeinflußt ihr Wachstum. Schwämme z. B. sind gegen solche Ablagerungen sehr empfindlich. Korallenstöcke von massiger Gestalt sterben, wenn sich Detritus auf ihnen ablagert, oft im mittleren Teil ab und wachsen sozusagen turbanförmig nur im Randgebiet weiter (Fig. 4). Verzweigte Korallenstöcke sollen unter demselben Einfluß länger gestreckte, freier stehende Polypen bekommen.

Nächst den Arten und Graden des Gehalts an gelösten und schwebenden Stoffen kommen wesentlich als Faktoren der Lebensweise und Gestaltung in Betracht die Arten und Grade der Bewegung des Mediums. Das bewegte Wasser zwingt ohne Zweifel die Tiere zu unzähligen Eigenbewegungen, welche verhindern, daß sie vom Strom fortgetragen, von den

Wellen zerschlagen werden. Man beobachtet leicht, wie Fische der starken Strömung ausweichen, wie sie sich gegen den Strom einstellen, wie sie durch Stromaufwärtsbewegung imstande sind, sich am gleichen Orte zu halten. An festsitzenden koloniebildenden Tieren läßt sich zeigen, wie die Bewegung die Gestalt des Körpers beeinflußt. Der oft verzweigte Süßwasserschwamm *Spongilla lacustris* breitet im Stillwasser seine Äste buschig nach allen Seiten aus. In gering bewegtem Wasser lagern sich diese Äste gern in der Strömungsrichtung nieder, wenn aber die Bewegung stärker ist, so verschwinden sie ganz, und der Schwamm überzieht nur als dicke Kruste sein Substrat (Fig. 5). Ganz entsprechende Beobachtungen sind bei Korallen gemacht worden. Insbesondere die bekanntesten der Steinkorallen, der Gattung *Madrepora* angehörig, erweisen sich trotz der steinernen Härte ihres Skeletts als überaus plastische Organismen, die in ihrem Wachstum auf jede Art und jeden Grad der Wasserbewegung reagieren. Wir sehen an ihnen unter gleichen Verhältnissen ganz ähnliche Formen wie bei jenen Schwämmen wiederkehren. Bewegung und Ruhe wirken in so hohem Grade bestimmend auf die Gestalt von Korallenstöcken ein, daß man im stark bewegten Wasser der Außenseite eines Riffs ganz andere Arten vor sich zu haben glaubt als innen im Stillwasser. In Wahrheit sind es meist nur andere Wachstumsformen, massige und krustige anstatt fein verzweigter (Fig. 46 u. 47).

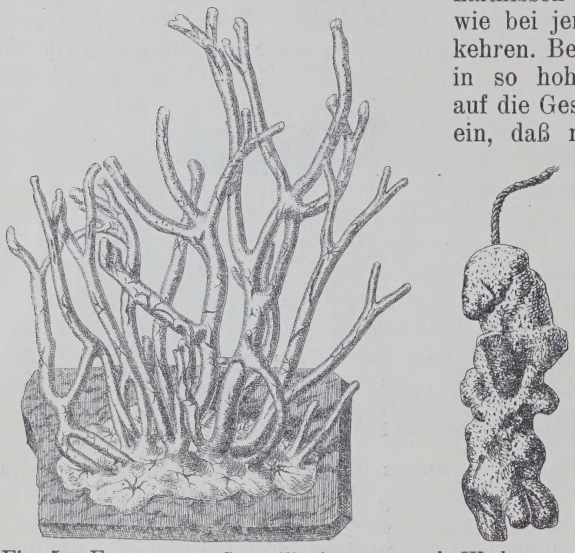


Fig. 5. Formen von *Spongilla lacustris* nach Weltner.

Die Blätter von Wasserpflanzen können ihre Gestalt bis zur Unerkennbarkeit ändern, wenn sie in strömendem Wasser aufwachsen. Am auffallendsten ist das bei einer so eigentümlichen Blattform, wie sie das Pfeilkraut, *Sagittaria sagittifolia,* hat. Diese Pflanze bildet im stehenden Wasser drei Arten von Blättern, lanzettliche Wasserblätter, pfeilförmige Luftblätter und breite, von der Pfeilform zur Herzform hinüberneigende Schwimmblätter. Im strömenden Wasser aber werden die Blätter schmal linealisch, flutend, und haben parallele Blattnerven. Gleichzeitig verändert sich der innere Bau im Sinne einer erhöhten Zugfestigkeit. Die Entstehung der Wasser- und Luftblätter wird im allgemeinen auf Unterschiede der Transpirationsverhältnisse, von manchen allerdings auf solche der Ernährung zurückgeführt. Bei den flutenden Blättern dürfte nicht zu bezweifeln sein, daß es sich um eine Wirkung des stark in bestimmter Richtung bewegten Wassers handelt. Wir müssen annehmen, daß eine erbliche Anlage zu großer Plastizität bei *Sagittaria* vorhanden ist, die wir wohl als Anpassung der Art an ihre Lebensbedingungen auffassen dürfen, daß aber die zufälligen Standortsbedingungen jeder einzelnen Pflanze,

ja dem einzelnen Blatte seine Gestalt unmittelbar aufprägen. — Auch bei manchen Algen sind ähnliche Umgestaltungen beobachtet. Die mächtigen Brauntange der Gattung *Laminaria* gestalten sich an den norwegischen Küsten mehr oder weniger entsprechend der Wasserbewegung. Die auch bei Helgoland häufige *L. saccharina*, die bis 4 m lang wird und ein einziges langgestieltes linealisches „Blatt" bildet, ist an ruhigen Standorten verhältnismäßig breit, in der Brandung schmäler, fast bandartig.

Eine andersartige Wirkung der Wasserbewegung haben wir an den sogenannten „Seeknödeln". Das sind kugelige oder walzenförmige Gebilde, meist aus feinverzweigten Fadenalgen bestehend, z. B. in der Grünalgengattung *Cladophora* vorkommend, welche am Meeresstrande und am Ufer von Seen bisweilen massenhaft gefunden werden. Es handelt sich da augenscheinlich um losgerissene Algen, die auf flachem Sandgrunde hin- und hergerollt werden. Die Enden der Verzweigung werden dabei naturgemäß zerstört, während im Inneren ein weiteres Wachstum, weitere Verzweigung möglich ist, die zur Entstehung solcher dichten, der festsitzenden Pflanze ganz unähnlichen Ballen führt.

Man wird bei der Betrachtung der durch Wasserbewegung bewirkten Lebensäußerungen nicht vergessen dürfen, daß die Wirkung nicht immer eine unmittelbare zu sein braucht, eine mechanische Wirkung auf den bildungsfähigen Körper oder ein mechanischer Reiz. Mit der Wasserbewegung ist Wasserwechsel, mit dem Wasserwechsel Sauerstoffzufuhr, Nahrungszufuhr und anderes häufig verbunden. Es kann sich daher auch recht wohl um eine Beziehung zu Faktoren handeln, in deren Dienst die Bewegung nur als Vermittler steht.

Neben der Bewegung verdient noch ein anderer mechanischer Faktor des Wassers kurze Erwähnung, der Druck. Die Unterschiede, welche ein Tier beim Auf- und Absteigen im Wasser ertragen muß, verlangen Regulationen in seinem Inneren, sofern es von diesen Veränderungen unbeschädigt bleiben soll. Es ist bekannt, daß die Fischblase, deren Innendruck den des umgebenden Wassers entsprechen muß, die Fähigkeit hat, an einer besonderen Stelle ihrer Wand Gas zu resorbieren oder auszuscheiden, sofern nicht durch einen Schwimmblasengang ein Gasaustausch mit der Außenwelt ermöglicht wird. Dadurch paßt sich der Fisch den Druckschwankungen an. Ähnliches muß bei den vielen auf- und absteigenden Planktontieren angenommen werden und ist zum Teil auch nachgewiesen (s. S. 42). Bei den Wasserpflanzen, welche verschiedenartige Blätter bilden, hat sich experimentell nachweisen lassen, daß deren Entstehung nicht nur durch die Berührung mit Wasser oder Luft, sondern auch durch den Druck mit bestimmt wird.

Wenn wir schließlich hier noch von Licht und Wärme als Bedingungen der Lebensweise sprechen, so haben wir es mit zwei Faktoren zu tun, die zwar von tiefem Einfluß auf alle Lebensvorgänge im Wasser sind, die aber weit weniger als die vorgenannten „spezifisch hydrisch" sind. Ja selbst die besonderen, dem Wasser eigentümlichen Abwandlungen ihrer Erscheinungsweise kommen an dieser Stelle nicht sehr in Betracht, im Gegensatz zu der großen Bedeutung, welche sie etwa bei der Frage der erblichen Anpassungen oder bei der Frage der Verteilung der Organismen im Wasser haben. Was hier anzuführen ist vom Verhalten der Tiere und Pflanzen gegen Wärme und Licht, entspricht im wesentlichen dem von den Luftorganismen und von ihnen meist besser Bekannten. Ganz wie bei diesen ist es dabei nicht immer leicht, zu unterscheiden, ob es sich im einzelnen Falle um Wärme- oder Lichtwirkungen handelt. Bei

den Pflanzen werden im allgemeinen diese, bei den Tieren jene die Hauptrolle spielen.

Der Wechsel der Jahreszeiten beherrscht auch das Leben der Tiere und Pflanzen im Wasser, allerdings nicht in dem Grade wie in der Luft. Die dem Wasser eigentümlichen Kennzeichen, daß es das Licht stark absorbiert und daß es die Wärmeunterschiede mäßigt, bedingen, daß die betreffenden Erscheinungen weniger auffallend als auf dem Lande sind und nicht sehr weit in die Tiefe hinabdringen. Nur einige wenige Erscheinungen zur Kennzeichnung der Wirkung der Jahreszeiten seien hier hervorgehoben. Gewisse Zeiten regen bei bestimmten Organismen eine lebhafte Fortpflanzung an, die dann zu massenhaftem Auftreten führt. Auf Seen und Teichen tritt zu Zeiten im Sommer eine „Wasserblüte" auf, d. h. eine Verfärbung des Wassers durch Organismen, und zwar meist durch eine einzige bestimmte Art, die sich zu bestimmter Zeit üppig entwickelt. Genauere Untersuchung läßt im Plankton für alle beteiligten Typen Vegetationsperioden erkennen. Ja es läßt sich nachweisen, wie diese mit Temperatur- oder Lichtschwankungen in regelmäßigem Zusammenhange stehen, so z. B. die Diatomeenwucherungen in der Kieler Bucht. Ein ähnlicher Nachweis ließ sich bei festsitzenden Protozoen (*Epistylis* spec.) des Hamburger Hafens führen. Daß die Phanerogamen des Süßwassers sich ganz entsprechend den Landpflanzen verhalten, hat nichts Auffallendes. Bei den Algen tritt oft hervor, daß die Anregung zu gesteigerter vegetativer oder Fortpflanzungstätigkeit keineswegs immer hohe Temperatur ist, sondern vielmehr das kühlere Wasser des Frühlings optimale Bedingungen darbietet. Der an dem Pflanzenleben auf dem Lande so auffallende jährliche Laubwechsel fehlt auch im Wasser nicht ganz. Die großen Tange nordischer Küsten, die Laminarien, vollziehen ihn mit Regelmäßigkeit, während sie zu anderer bestimmter Zeit zur Fortpflanzung schreiten. Daß viele Tiere auch im Wasser mit der kalten Jahreszeit ihre Lebenstätigkeit einschränken, ist selbstverständlich. Der Karpfen z. B. hört auf zu fressen, wenn die Temperatur unter 9° C sinkt.

Es gibt auch Gestaltsveränderungen bei Planktonten, die irgendwie mit der Temperatur zusammenhängen. Die Peridinee *Ceratium hirundinella* (Fig. 99) ist sehr genau thermisch (auch photisch) eingestellt. Optimal sind für sie Temperaturen von 16—23°, sie ist dabei regelmäßig gebaut und dreihörnig. Bei höheren und niederen Temperaturen treten viel abnorme und vorwiegend zwei- und vierhörnige Formen auf.

Von besonderem Interesse sind unter den Gestaltsveränderungen die sogenannten „Temporalvariationen" oder „Cyklomorphosen". Sie sind z. B. bekannt von *Ceratium hirundinella* und dem marinen *C. tripos* (Fig. 80), wo sich die Variabilität auf die Richtung, Länge und Gestalt der drei stabförmigen Fortsätze des Körpers bezieht, von dem Rädertierchen *Anuraea cochlearis,* bei dem es sich ebenfalls um stachelartige Fortsätze des Skeletts handelt, und von verschiedenen Cladoceren. *Hyalodaphnia cucullata* u. a. bilden im Sommer einen hohen helmförmigen Aufsatz auf ihrem Kopf, der im Winter stumpf gerundet ist, *Bosmina coregoni* ändert besonders in bezug auf die Höhe des Schalenrückens ab (Fig. 6). In allen diesen Fällen handelt es sich nicht um eine Umgestaltung des einzelnen Individuums, sondern darum, daß in einer Reihe schnell hintereinander folgender Generationen die folgende jeweils in bestimmter Richtung von der vorhergehenden abweicht und so diese Abweichungen sich schrittweise steigern. Das jahreszeitlich bestimmte Auf-

treten dieser Abänderungen an jenen Planktonten zwingt zu der Annahme, daß sie durch die Temperatur ausgelöst werden. Daß sie durch die Erwärmung des Wassers oder irgendwelche von ihren physikalischen Folgeerscheinungen unmittelbar bewirkt werden, ist nicht anzunehmen, auch nicht, daß es sich um Schwebeanpassungen an die mit der Temperatur veränderlichen Bedingungen der inneren Reibung des Wassers handelt, wie man geglaubt hat. Nachweisen läßt sich nur, daß die variablen Fortsätze der Cladoveren teils Stabilisierung der Schwimmrichtung, teils Steuerung bewirken. Augenscheinlich sind sie erblich festgelegte, ursprünglich unter dem Einfluß des Wechsels der Jahreszeiten entstandene Veränderungen, von denen nicht sicher zu sagen ist, ob sie einen Nützlichkeitswert haben, und die in letzter Linie durch die Temperatur, unmittelbarer augenscheinlich durch daraus folgende Ernährungsverhältnisse ausgelöst werden.

Es gibt noch eine zweite Gruppe von periodischen Erscheinungen bei den betreffenden Tieren, Cladoceren und Rotatorien, den Wechsel von sexuellen und agamen Generationen, der zu bestimmten Entwicklungszyklen (polyzyklischen, monozyklischen Entwicklungen) führt. Auch hier handelt es sich um einen inneren Rhythmus, in den äußere Verhältnisse nur sekundär eingreifen (vgl. unten S. 189).

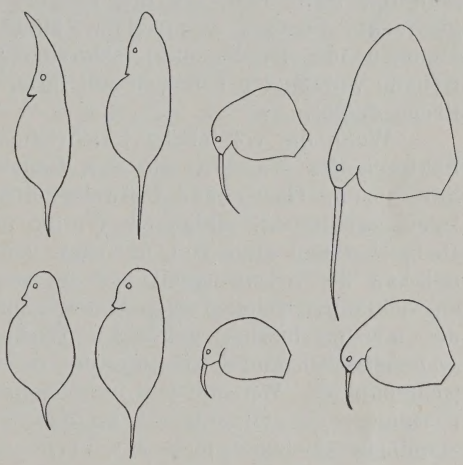


Fig. 6. Sommerformen (oben) und Winterformen (unten) von *Daphne hyalina* (links) und *Bosmina coregoni* (rechts), je aus zwei verschiedenen Seen. Nach Wesenberg-Lund.

Ähnlich den zeitlichen können auch örtliche Temperaturunterschiede Verschiedenheiten der Organismen zur Folge haben. Es werden Beispiele von verschiedener Gestalt oder besonders von verschiedener Größe, z. B. von Planktonorganismen angeführt, die in verschieden temperierten Meeresteilen oder Meerestiefen leben. Ob es sich aber in allen diesen Fällen wirklich um einen Einfluß der Temperatur handelt, ob sie unmittelbar oder mittelbar wirkt, ob allein oder mit anderen Faktoren zusammen, vermögen wir nicht zu sagen. An Experimenten, welche eine strengere Analyse derartiger Erscheinungen ermöglichen würden, fehlt es im allgemeinen noch.

Von der Wirkung des Lichtes auf Wasserpflanzen haben wir verhältnismäßig gute Kenntnis, doch handelt es sich da fast durchweg um Erscheinungen, die nichts dem Leben im Wasser Eigentümliches an sich haben. Die Beobachtungen entsprechen fast immer den an Landpflanzen gemachten. Wir finden die bekannte Einstellung der Chromatophoren je nach der Lichtintensität, einen Einfluß auf Richtung und Intensität des Wachsens von Algenfäden je nach dem Licht, also Phototropismus, mit den Arten nach verschieden gelegenem Optimum, die Bestimmung ganzer Wuchsformen, die Auslösung von Haarbildungen, die Anregung der Entwicklung von Fortpflanzungskörpern durch das Licht, einen Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Färbung der Algen (Oscillatorien) u. dgl. m.

Neben die phototropischen Erscheinungen stellt sich die Phototaxis einzelliger, freibeweglicher Algen sowie der Algenschwärmer. Man beobachtet sie leicht bei Diatomeen, Desmidiaceen, Flagellaten, besonders gut bei *Volvox*. In allen solchen Fällen handelt es sich um das Aufsuchen eines Optimums des Lichtes, das für jede Art ein eigenes ist. Diesen Versuchen mit pflanzlichen Protisten treten solche mit tierischen an die Seite, und schließlich die mit höheren Tieren, wie sie besonders an Cladoceren ausgeführt worden sind. Wanderungen der Tiere, die durch den Lichtwechsel von Tag und Nacht ausgelöst werden, treten auch im Freien am Plankton deutlich hervor (s. unten S. 181).

Wie schon gesagt, ist dem Wasser eigentümlich in bezug auf seine Lichtverhältnisse eigentlich nur die schnelle Lichtverminderung nach der Tiefe zu. Schon durch Reflexion an der Oberfläche, hauptsächlich aber durch Absorption geht ein großer Teil des Lichtes für die Wasserorganismen verloren, selbst in flachem Wasser. Sie führen ein Leben im Schatten. Eine Erscheinung, die auf diese Eigentümlichkeit zurückzuführen sein wird, ist die Neigung der Wasserpflanzen, sehr langgestreckte Sprosse zu treiben, ähnlich wie es die Landpflanzen im Dunkeln tun (Etiolements). Durch solche Sprosse dringen die auf dem Grunde wurzelnden Pflanzen mit ihren Blättern und Blüten an die Oberfläche empor.

Wenn die vorstehend beschriebenen Wirkungen der verschiedenen Faktoren des Wassers, wie sein Gehalt an Salzen, gelösten organischen Substanzen, Gasen und Schwebestoffen, seine Bewegungen und seine Druckverhältnisse, schließlich Wärme und Licht in ihm nur mit wenigen Beispielen und zum Teil unsicher belegt werden konnten, so liegt das teils an der Schwierigkeit der zugrunde liegenden physiologischen und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen, teils an der Unscheinbarkeit der meisten hierher gehörigen Wirkungen, teils an der bisher wenig systematischen Durcharbeitung des Gebietes unter hydrobiologischem Gesichtspunkte. Wir werden im Gegensatz dazu bei den erblichen Anpassungen der Organismen an das Wasser eine Fülle meist gut verständlicher Belegbeispiele zur Verfügung haben.

2. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Arten.

(Die erblichen Anpassungen an das Leben im Wasser.)

Wir betrachten die Arten im Gegensatz zu den werdenden, sich wandelnden, zeitlich beschränkten Individuen immer als etwas Abgeschlossenes, das in sich fertig ist, das zwar immer nur in Gestalt solcher Individuen auftritt, aber eben nur insofern als Art gilt, als die betreffenden Individuen untereinander gleich sind und, soweit unser Blick zunächst reicht, einen festen Typus darstellen. Dieser Typus aber ist zustande gekommen nicht in Unabhängigkeit, sondern in Beziehung zu seiner Umgebung. Die Umgebung hat ihm in allen Fällen ihren Stempel aufgedrückt. Wir können das immer nachweisen, ja wir können es in fast allen Fällen auf den ersten Blick erkennen, z. B. ob wir einen Organismus des Wassers oder der Luft vor uns haben. Was uns hier beschäftigen soll, ist dieser Abdruck der Umgebung auf den Körper des Tieres oder der Pflanze, den wir als Anpassung zu bezeichnen pflegen.

Wir verstehen unter Anpassung jedoch mehr als einen Abdruck der Umgebung. Wir verstehen darunter einen Zustand, der nicht nur den Eigentümlichkeiten der Umgebung, sondern auch denen des lebenden

Organismus entspricht. Der Organismus kann nur leben, wenn seine unumgänglichen Bedürfnisse befriedigt sind. Er kann daher nur einen solchen Abdruck der Umgebung aufnehmen, bei dem seine Bedürfnisse befriedigt, womöglich besser als ohne ihn befriedigt werden.

So haben wir auf der einen Seite das Wasser mit seinen Eigenschaften, auf der anderen den Organismus mit seinen Bedürfnissen. Es fragt sich, wie diese unter dem Einfluß von jenen befriedigt werden. Die außerordentliche Wandelbarkeit der Wasserbeschaffenheit und die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Organismen hat zur Entstehung einer unübersehbaren Fülle von Anpassungen geführt. Von ihnen soll hier die Rede sein, indem die verschiedenen, notwendigen, allen Organismen mehr oder weniger gemeinsamen Bedürfnisse nacheinander untersucht werden.

A. Atmung.

Die Notwendigkeit des Gaswechsels im Körper, der Erneuerung des bei den Oxydationsvorgängen verbrauchten Sauerstoffs besteht im Wasser wie in der Luft bei Tieren wie bei Pflanzen. Die Aufnahme des Sauerstoffs aus der Umgebung geschieht durch Osmose an dünnen Membranen. Als Quelle für das Gas kommt außer der im Wasser gelösten Luft, die etwa 33 % Sauerstoff enthält, in vielen Fällen die atmosphärische Luft mit in Betracht.

Nicht immer bedarf es besonderer Organe für die Atmung. Oft ist bei den niederen Tieren und Pflanzen des Wassers die Körperoberfläche zart genug, daß sie, bei ihrer dauernden Durchfeuchtung unmittelbar den Gasaustausch vermitteln kann. Dieser Gaswechsel muß aber mit einer gewissen Geschwindigkeit erfolgen, er muß in einem bestimmten Verhältnis zum Gasverbrauch stehen. Daher kommt es nicht nur auf geeignete Oberflächen, sondern auch auf deren Größe, ihre Entfernung von den Stätten des Verbrauches und die Wege, die vom einen zum anderen führen, an. Es muß vor allem ein günstiges Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen vorhanden sein. Nun stehen aus rein geometrischen Gründen kleinere Organismen günstiger da als große. Denkt man sich ein kugeliges Tier größer und größer werdend, so wächst seine Oberfläche in quadratischem, sein Volumen aber in kubischem Verhältnis, d. h. viel schneller als die Oberfläche. Die Möglichkeit des Gasaustausches wird also immer ungünstiger. Bei nicht kugeligen Wesen ist das Verhältnis nicht ganz so ungünstig, bleibt aber im Grunde dasselbe. Verhältnismäßig am günstigsten sind zweifellos blatt- und fadenförmige Körper gestellt. Aus diesen Umständen allein schon versteht sich das Fehlen von Atmungsorganen bei mikroskopisch kleinen Tieren, ferner bei den kleinen zylindrischen oder platten Würmern und bei den Wasserpflanzen.

Allerdings finden wir doch vielfach morphologische und biologische Eigentümlichkeiten bei diesen, welche geeignet sind, den Gaswechsel günstiger zu gestalten. Je mehr die Oberfläche durch Wachstumsvorgänge ausgedehnt wird, je mehr der Körper blatt-, schlauch-, fadenförmige Gebilde hervorbringt, um so besser für die Atmung. Wir können Oberflächenvergrößerung, wie sich weiterhin zeigen wird, als ein eigentümliches Kennzeichen der meisten Atemorgane bezeichnen. Und wenn die gesamte Körperoberfläche, ohne daß besondere Organe vorhanden sind, diese Eigentümlichkeit zeigt, so ist damit meist schon der Organismus in bezug auf die Atmung begünstigt. Zarte, büschelige, fein zerteilte, band- und faden-

förmige Gebilde sind bei Wasserpflanzen weit verbreitet. Solche zarten Gestalten wie manche Algenbüschel oder die Wasserblätter des Wasserhahnenfußes (Fig. 7) wären auf dem Lande teils der Austrocknung, teils ihrer geringen Haltbarkeit wegen unmöglich. Im Wasser treten sie in zahllosen Fällen auf als vollkommener Ausdruck einer Lebensweise, bei der der Oberfläche wichtigste Funktionen obliegen. Eine von diesen ist eben die Atmung.

Dieser morphologischen, hauptsächlich den Pflanzen eigentümlichen, steht bei den Tieren oft eine nicht weniger wichtige biologische Anpassung gegenüber. Sie beschleunigen den Gaswechsel durch Bewegung des Körpers im Wasser. Die Larven der Zuckmücken (Chironomiden, Fig. 96) pflegen durch lebhaftes Hin- und Herschlagen, die Schlammwürmer (Tubificiden) durch schlängelnde Bewegung des aus dem Schlamm als feiner Faden hervorragenden Hinterleibes für den Wasserwechsel an den der Atmung dienenden Organen oder Körperteilen zu sorgen. Wir dürfen solche Bewegungen ohne Zweifel in der Hauptsache als Atembewegungen betrachten. Auch diese Eigentümlichkeit des unablässigen Wasserwechsels werden wir als eine der verbreitetsten Erscheinungen an den Atmungsorganen neben der Oberflächenvergrößerung wiederfinden.

Fig. 7. *Ranunculus baudotii*, ein Wasserhahnenfuß mit Luft- und Wasserblättern. Nach Hegi.

Eigentliche selbständige Atmungsorgane, wie sie bei den Tieren die Regel sind, finden sich bei den Wasserpflanzen selten. Weit verbreitet aber sind bei den Phanerogamen unter ihnen Besonderheiten der allgemeinen Organisation, welche unzweifelhaft im Dienste des Gaswechsels sich herausgebildet haben. Die bei den Landpflanzen so wichtigen Gasaufnahmeorgane, die Spaltöffnungen der Blattunterseite, schwinden bei ihnen mehr oder weniger. Die *Lemna*-Arten, welche an der Wasseroberfläche schwimmen, haben alle Spaltöffnungen an der Oberseite, während die ganz untergetauchte *L. trisulca* der Öffnungen ganz entbehrt. *Hydrocharis*, der Froschbiß, hat an seinen Schwimmblättern die meisten oben, wenige unten. Bei den Seerosen (Nymphaeaceen) finden sich Spaltöffnungen an den Schwimmblättern nur oben, an den untergetauchten Blättern gar nicht. Bei *Sagittaria* kommen alle diese Verteilungsformen je nach den oben beschriebenen Blattformen nebeneinander vor. Bei *Stratiotes*, der Wasseraloe, ragen die Oberenden der Blätter im Sommer aus dem Wasser hervor und

sind mit Spaltöffnungen versehen, während die untergetauchten Blatteile ihrer entbehren. *Ranunculus lingua* hat an seinen untergetauchten Blättern beiderseits Spaltöffnungen. Bei den dauernd ganz untergetaucht lebenden Wasserpflanzen kann es als allgemeine Regel gelten, daß sie der Spaltöffnungen entbehren.

Auch das zweite von den Landpflanzen allgemein bekannte Gaswechselorgan, der Interzellularraum, zeigt bei den Wasserpflanzen besondere Ausbildung. Es ist die gewaltige Ausdehnung der Interzellularräume, was sie kennzeichnet. Durchschneidet man die unter Wasser lebenden Stengel, Blattstiele und Blattspreiten, so findet man sie von weiten, meist röhrenförmigen Hohlräumen durchsetzt („Röhrenblätter"). Man darf in diesen riesigen Interzellularräumen, die bei manchen Wasserpflanzen über 70 % des Volumens ausmachen, vor allem Einrichtungen sehen, welche oft auf weite Strecken hin eine rasche Versorgung mit Sauerstoff ermöglichen.

Der Nachweis, ob gewisse besondere Organe mancher Pflanzen Atmungsorgane sind, ist oft schwer zu führen, ebenso wie übrigens auch bei vielen Tieren, weil die Atemfunktion keine so auffallende Lebensäußerung ist, wie etwa Bewegung oder Wachstum, weil die betreffenden Organe oft verschiedenen Zwecken gleichzeitig dienen mögen, und weil der Atmung neben jenen Organen immer auch noch die allgemeine Körperoberfläche wird dienen können. Wir kennen aber einige Organe, die wir als Atmungsorgane ansprechen dürfen. Man kann sie zum Teil vielleicht den Kiemen, andere den Lungen oder besser noch den Tracheen der Insekten vergleichen. Tracheenartige Gebilde sind ja gewissermaßen überhaupt die röhrenförmigen Interzellularräume der Wasserpflanzen. Bei der tropischen Önotheracee *Jussieua natans* finden sich umfangreiche lufthaltige Wurzeln von schwammigem Bau, die als Speicherstätten für den Gasaustausch von Bedeutung sein dürften. Auch andere Fälle der Entwicklung eines solchen „Aërenchyms" sind bekannt. Wenn man in bezug auf die weiten Interzellularräume von einer „inneren Atmosphäre" gesprochen hat, so ist dieser Ausdruck augenscheinlich für die hier erwähnten Gebilde besonders zutreffend. Bildungen, die vielleicht mit Kiemen verglichen werden dürfen, sind besonders von den merkwürdigen Podostemonaceen beschrieben. Diese in ihrem Habitus oft an Tange erinnernden Phanerogamen (Fig. 45) aus der Verwandtschaft der Saxifragineen leben in tropischen Strömen an Stellen stärkster Wasserbewegung, in Katarakten. Sie entbehren, ganz wie auch die Algen, der Interzellularräume. Ihre Oberfläche trägt oft Haarbüschel, die als Kiemenorgane gedeutet worden sind. Ähnliche Bildungen finden sich bei manchen Braun- und Rotalgen.

Die tierische Organisation kommt den besonderen Bedingungen des Atmens im Wasser mit einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit von Organen entgegen, die man als Kiemen bezeichnet, und die, wo sie typisch ausgebildet sind, allgemein jene beiden Grundeigenschaften, ausgedehnte zarthäutige Oberfläche und dauernde Umspülung mit Wasser, besitzen. Die Zartheit ihrer Oberflächenstruktur macht sie leicht verletzlich, daher sind sie gewöhnlich in geschützter Lage ausgebildet, irgendwie im Innern oder unter besonderen Deckplatten verborgen, seltener ganz frei. Beispiele beider Art bieten die Larven der Amphibien. Man sieht die Kiemen bei Molchlarven, noch wenn sie schon ein paar Zentimeter lang sind, als Büschel beiderseits hinter dem Kopfe ins Wasser hängen. Ihre Durchsichtigkeit gestattet am lebenden Tier unter dem

Mikroskop die stürzende, ruckweise Bewegung der Blutkörperchen durch zahlreiche Blutwege innerhalb der Kiemenlappen zu beobachten. Diese Kiemen verschwinden, wenn das heranwachsende Tier zur Luftatmung übergeht. Bei manchen, dauernd im Wasser lebenden Arten, z. B. dem Grottenolm *(Proteus anguineus)*, bleiben sie bestehen. Beim Axolotl *(Siredon pisciforme)* ist durch Verbleiben von heranwachsenden Larven im Wasser eine dauernd durch Kiemen atmende Form entstanden. Ganz ähnlich wie die Larven der Molche besitzen auch die der Frösche äußere Kiemen (Fig. 8), jedoch nur auf einem ganz frühen Stadium bei einer Körperlänge von wenigen Millimetern. Später werden sie durch innere Kiemen ersetzt, die dann bei der Verwandlung der Kaulquappe zum jungen Frosch auch wieder schwinden. Diese liegen als büschelige Organe an den Kiemenspalten der Schlundwand, getragen von den Kiemenbögen, umspült von dem Wasserstrom, welcher durch die Spalten geht. Nach außen sind die Kiemenspalten nicht frei geöffnet, sondern von einer schützenden Haut überwachsen. Für die Wasserabfuhr bleiben nur zwei Kiemenlöcher rechts und links, oder nur eins, entweder in der Mitte bauchständig oder häufiger asymmetrisch an der linken Seite liegend, bestehen. — Der Lage (nicht dem Bauplan) nach entsprechen diesen inneren Kiemen durchaus die Verhältnisse bei den Knochenfischen, doch wird der Schutz des Organs durch den Kiemendeckel, hinter dem der Kiemenspalt die Öffnung darstellt, besorgt, und es gibt außerdem einen inneren Schutz durch einen Reusenapparat in der Wand der Mundhöhle, der das Vordringen von Nahrungskörpern zu den Kiemen verhindert. Die Grundform dieses Kiemenapparats der Wirbeltiere läßt sich bekanntlich bis zu den Manteltieren zurück verfolgen.

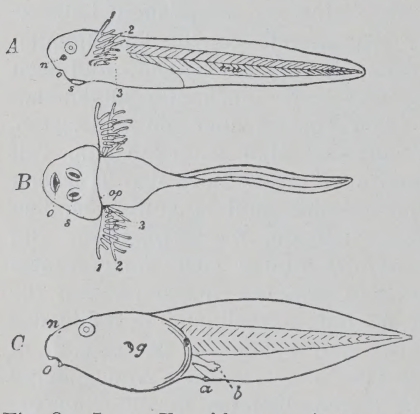


Fig. 8. Junge Froschlarven mit (*A* u. *B*) äußeren Kiemen (*1—3*), deren Überwachsung bei *B* beginnt und (*C*) mit Öffnung zu den inneren Kiemen. Nach Boas.

Die Kieme der Mollusken, bei den Muscheln aus vier großen, feingitterigen Lappen, bei den meisten anderen aus blätterigen, an einer Grundrippe oder -achse oft fiedrig aufgereihten Gebilden bestehend, liegt gewöhnlich im Schutze des Mantels und der ihn meist überdeckenden Schale. Der Wasserstrom, welcher über sie hinstreicht, wird nicht wie bei den Wirbeltieren durch rhythmische Muskelkontraktionen erzeugt, sondern durch eine stetige Flimmerbewegung an der Oberfläche des Organs selbst, wie sie an Muschelkiemen leicht zu beobachten ist. Bei vielen der Opisthobranchier, der marinen Nacktschnecken, deren Mantel und Schale mehr oder weniger vollständig geschwunden sind, gibt es wieder freie Kiemen am hinteren Körperende. Oft aber sind die Kiemen selbst auch geschwunden, während kiemenähnliche lappige Auswüchse den Rücken des Tieres meist in zwei Längsreihen bedecken. Es ist kaum zu bezweifeln, daß es sich hier um Neubildungen mit Kiemenfunktion handelt, um atmende Hautausstülpungen, wie denn überhaupt Hautatmung bei den Hinterkiemern eine wesentliche Rolle mitspielen dürfte.

Soweit die Würmer besondere Atmungsorgane haben, wie es hauptsächlich bei vielen Polychäten der Fall ist, pflegen sie, gewöhnlich an den Parapodien sitzend, diesen einfachen Hautausstülpungen der Nacktschnecken ähnlich zu sein. Seltener sind echte verästelte blutgefäßreiche Kiemen vorhanden, wie bei dem Fischerwurm oder Sandpier *(Arenicola)*. Auch einige Oligochäten und Egel haben Kiemenanhänge.

Bei den Echinodermen sind die Kiemen, sofern sie überhaupt vorkommen, meist unscheinbare Gebilde. Die Füßchen des Ambulacralsystems mögen die Atmungsfunktion zum Teil mit versehen. Bei Seesternen haben wir kleine dünnhäutige Bläschen, die zwischen den Panzerplatten der Rückenseite sich vordehnen, bei Seeigeln Büschelchen um den Mund herum, die als Kiemen betrachtet werden. Nur bei den Seewalzen dienen der Atmung höher entwickelte Organe, die sogenannten Wasserlungen. Diese bilden baumförmig verzweigte Röhren im Körperinnern, in denen von der Kloake aus durch regelmäßiges Ein- und Auspumpen das Wasser erneuert wird.

In der großen Abteilung der Crustaceen fehlen die Kiemen nicht selten, insbesondere bei der großen Mehrzahl der kleinen Entomostraken. Wo sie vorkommen, pflegen sie an den Gliedmaßen zu hängen, in lappiger, sackförmiger, polsterförmiger Gestalt, oder wie bei den zehnfüßigen Krebsen, als fiederig-büschelige, an der Basis befestigte Gebilde. Geschützt bald durch die plattenförmig verbreiterten Gliedmaßen selbst, bald durch die seitlich vom Rücken herabreichende Schale des Krebses werden sie gewöhnlich durch die Bewegung bestimmter Gliedmaßen, bei den zehnfüßigen durch schlagende Bewegung besonderer Anhänge an deren Basis mit Wasser bespült.

Überschaut man diese große Mannigfaltigkeit der Kiemenbildungen, die sich durch ein genaueres Eingehen auf die verschiedenen Abteilungen und Hinzuziehung der weniger bedeutenden übrigen Tiergruppen noch wesentlich vergrößern ließe, so kennzeichnet sich die Kieme als ein Gebilde nicht einheitlichen Ursprungs, das nicht etwa regelmäßig im Zusammenhang eines bestimmten Organsystems oder an bestimmter Körperstelle, sondern bald hier bald dort entsteht. Mit dem Blutgefäßsystem besteht ja allerdings, entsprechend der Funktion der Kieme, ein enger Zusammenhang, aber das Wie und Wo dieser Verbindung ist ein ganz verschiedenes. So erscheint dies Atmungsorgan als etwas durch das umgebende Medium gewissermaßen willkürlich bald hier bald da Hervorgerufenes. Über die Stätte seiner Entstehung läßt sich nur insofern Allgemeines sagen, als sie immer derart liegt, daß sie von irgendwelcher Wasserbewegung getroffen wird. Bald geht diese von den Fortbewegungsorganen aus, wie bei vielen Crustaceen, bald hängt sie ursprünglich mit dem Ernährungsvorgang zusammen, wie bei Mantel- und Wirbeltieren, bald sind besondere Bespülungsorgane dafür vorhanden, wie bei den zehnfüßigen Krebsen. Die Kieme erweist sich in allen ihren Eigenschaften als ein besonders auffallend auf die Außenwelt abgestimmtes, nur für die Vermittelung zwischen Innenwelt und Außenwelt bestimmtes Gebilde.

Ganz ähnlich macht diesen Eindruck eines von außen her hervorgerufenen Organs auch die sogenannte Tracheenkieme vieler Insektenlarven des Süßwassers. Es handelt sich hier um Tiere, die ihrer Organisation nach eigentlich Landtiere sind. In bezug auf die Atmung sind sie zunächst dem Leben in der Luft angepaßt, denn sie besitzen das zur Luftatmung dienende Tracheensystem. Nur wenige haben beim

Übergang zum Leben im Wasser Kiemen ausgebildet, so z. B. manche Chironomiden-(Zuckmücken)larven, die schlauchförmige Hinterleibsanhänge haben (Fig. 96), oder auch Stechmücken (*Culex*), bei denen ähnliche Anhänge wenigstens als Nebenorgane der Atmung auftreten (Fig. 16). Im Gegensatz zu dieser freien Hervorbringung eines Wasseratmungsorgans hat sich der Insektenkörper im allgemeinen durch Umwandlung des bestehenden Systems für das Wasserleben geholfen. Diese Larven atmen gewissermaßen auf einem Umwege: Sie führen die Atemgase, die einerseits in der Außenflüssigkeit, andererseits in den Gewebsflüssigkeiten gelöst sind, nicht unmittelbar von der einen Flüssigkeit in die andere über, sondern erst durch einen luftförmigen Zustand hindurch.

Der Bau der Tracheenkiemen ist zwar von großer Mannigfaltigkeit, ruht aber doch auf einheitlicher Grundlage. Er schließt sich nämlich einerseits an die Anordnung der Stigmen an den beiden Seiten der einzelnen Körpersegmente, andererseits an die beiden Haupttracheenstämme an, welche rechts und links neben dem Darm der Länge nach den Körper zu durchziehen pflegen. Sie sind allgemein zarthäutige Anhänge, welche an Stelle der Stigmen oder am Vorder- oder Hinterende jener Tracheenröhren hervorragen.

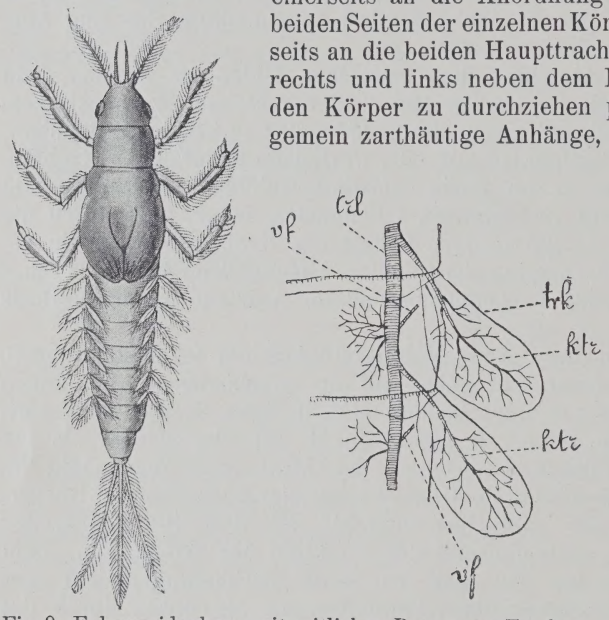


Fig. 9. Ephemeridenlarve mit seitlichen Paaren von Tracheenkiemen, daneben Tracheenkiemen einer anderen Art (*Baetis* spec.) stärker vergrößert. *trl* Längsstamm des Tracheensystems, *ktr* Kiementracheen. Nach Leuckart und Palmén.

Bei den Larven der Eintagsfliegen (Ephemeriden, Fig. 9) sind diese Anhänge meist blattförmig, bald fast kreisrund, bald länglich, auch zugespitzt. Bei einigen stehen neben diesen Blättern noch Büschel von Fäden, die ebenfalls von Tracheen durchzogen sind. Ausschließlich solche Fadenbüschel kommen auch vor und finden sich regelmäßig bei den Larven der Köcherfliegen (Trichopteren, Phryganiden) und, soweit diese nicht ganz der Atmungsorgane entbehren, denen der Steinfliegen (Plecopteren, Perliden). Die Blattform der Anhänge tritt wieder auf bei vielen Libellenlarven, nämlich denen der Agrioniden. Sie besitzen drei blattförmige Anhänge am hinteren Körperende, die mit den Enden der beiden Haupttracheenstämme in Verbindung stehen. Jeder dieser Stämme sendet einen Tracheenast in eines der beiden seitlichen Blätter und einen in das Mittelblatt. Bei den Neuropteren der Gattung *Sialis* sind wiederum seitliche Anhänge vorhanden, doch nicht blatt-, sondern stabförmig, gegliedert, nach dem Ende zu verjüngt. Tracheenkiemen an dem Vorderende der Hauptstämme des Tracheensystems finden sich bei einigen Puppen der Zweiflügler, z. B. bei *Simulium* und Chironomiden. Diese

im Gegensatz zu den meisten anderen Mückenpuppen dauernd unter Wasser lebenden Tiere tragen am Kopf sozusagen ein Atemgeweih, ein Geäst oder Büschel von borstenförmigen Tracheenkiemen, die bei der Puppe von *Simulium* (Fig. 10) aus einem Gehäuse frei hervorragend der dauernden Umspülung strömenden Wassers ausgesetzt sind. Bei den anderen Arten der Tracheenkiemen wird die Bespülung oft durch eine Eigenbewegung im Wasser gefördert, entweder eine solche der Kiemen selbst, wie bei den Eintagsfliegen, oder eine solche des ganzen Körpers, wie etwa bei den Phryganiden.

Eine merkwürdige Abwandlung des Tracheenkiemenprinzips findet sich bei den großen, breiten Libellenlarven der Familie *Libellulidae* (Fig. 11). Die beiden Hauptstämme des Tracheensystems entsenden hier an ihrem Hinterende zahlreiche Nebenäste, deren Endverzweigungen wie ein feines, im Wasser silberig erscheinendes Netz den Enddarm der Larve umspinnen. Anstatt der Verzweigung an der Körperoberfläche tritt also hier die an der Darmwand ein. Die Atmung wird dadurch möglich, daß durch zeitweise Kontraktionen des hinteren Körperendes der aus Wasser bestehende Inhalt des Enddarmes entleert und durch Wiederausdehnung erneuert wird. Diese Ausnutzung des Darmes als Atemorgan, so seltsam sie erscheint, ist, streng genommen, nichts ganz Ungewöhnliches, denn bei den Manteltieren — und man könnte cum grano salis auch die Wirbeltiere nennen — haben wir im wesentlichen das Gleiche vor uns. Der Darm als ein Rohr, welches der Durchleitung von Flüssigkeiten dient, kann eben deswegen auch der Bewegung von Atemwasser entlang an atemfähigen Epithelien dienen. Wir haben einen Fall, ganz ähnlich dem der genannten Tracheenkiemen übrigens auch bei einem Fische. Beim Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis*) ist der Darm von reichen Verzweigungen zweier kräftiger Blutgefäße umsponnen. Die Atmung geschieht hier auf die Weise, daß der Fisch, an die Wasseroberfläche kommend, Luft aufschnappt, die den Darm durchwandert und am After in Blasen wieder austritt.

Fig. 10. Puppe einer Mücke der Gattung *Simulium* im Gehäuse. Nach Vogler.

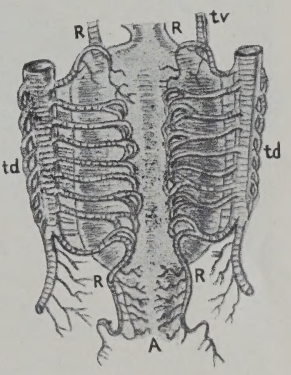


Fig. 11. Enddarm einer Larve von *Aeschna maculatissima*. *A* Anus, *R* Rektum, *td* dorsale, *tv* ventrale Tracheenstämme. Nach Antalet.

Bei den Tieren mit Tracheenkiemen werden die Gase in luftförmigem Zustande verteilt, obwohl sie aus dem Wasser, also in gelöstem Zustande, aufgenommen werden. In dem letztgenannten Falle des Schlammpeitzgers wird unmittelbar die atmosphärische Luft von einem Wassertiere aufgenommen und verwendet. Dieser Fall von Luftatmung steht nun keineswegs einzeln da, er tritt vielmehr in weiter Verbreitung immer wieder auf, und zwar besonders bei Tieren und Pflanzen, die unzweifel-

haft von auf dem Lande lebenden Vorfahren abzuleiten sind. Vorbedingung solcher Atmungsweise ist im allgemeinen entweder ein dauernder Aufenthalt an der Wasseroberfläche oder ein regelmäßig von Zeit zu Zeit wiederholtes Auftauchen.

Ich habe bereits oben Beispiele dieser Art von phanerogamen Wasserpflanzen genannt. Wenn bei einer Seerose die Spaltöffnungen auf die Oberseite verlagert sind und die langen Blattstiele mit ihren Interzellularröhren einen dauernden Verkehr zwischen diesen Spaltöffnungen und dem im moorigen Grunde des Gewässers ruhenden Wurzelstock ermöglichen, so handelt es sich da um eine dauernde Anknüpfung an das luftförmige Medium, augenscheinlich ein altes, zäh festgehaltenes Erbstück der Vorfahren. Entsprechende Beispiele bieten die Tiere viel, aus allen drei wesentlichen Gruppen, welche Rückwanderer ins Wasser enthalten.

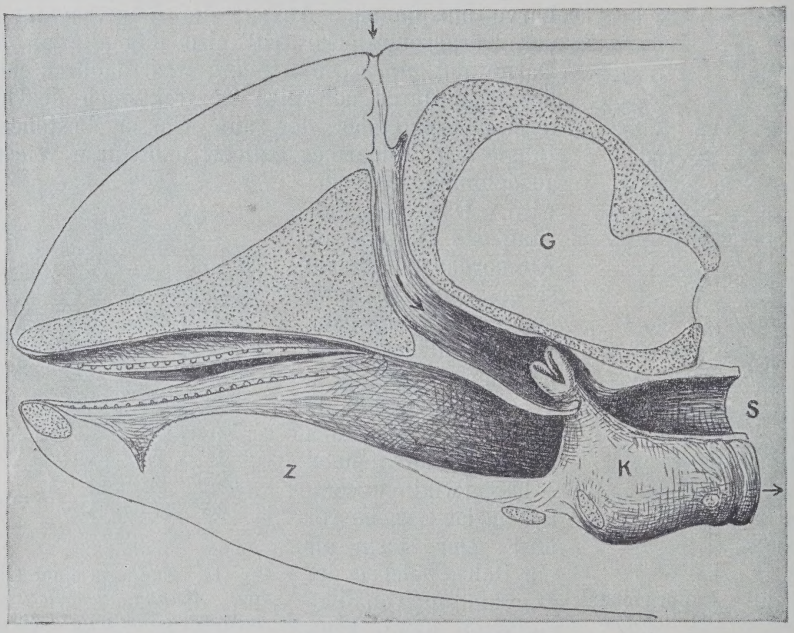


Fig. 12. Längsschnitt durch den Kopf eines Delphins *Phocaena communis*. Schädeldurchschnitte punktiert. *G* Gehirn, *Z* Zunge, *K* Kehlkopf, *S* Speiseröhre. Die Pfeile bezeichnen den Weg der Atemluft. Nach Hentschel. Aus Hentschel, Meeressäugetiere, Fig. 26, Verlag Th. Thomas, Leipzig.

Im Meere atmen die höheren Wirbeltiere auf diese Weise. Seeschildkröten, Meerschlangen, Robben, Seekühe und Wale müssen immer wieder an die Oberfläche kommen, um Luft zu schöpfen. Einige besondere Anpassungen unterstützen sie dabei. Allgemein ist die Fähigkeit, den Atem anzuhalten, hoch entwickelt. Große Wale sollen bis zu einer Stunde unter Wasser bleiben können. Auch Wasservögel haben diese Fähigkeit gut ausgebildet. So z. B. bleiben Tauchenten und Taucher 2—3 Minuten unter Wasser. Eine morphologische Umgestaltung liegt darin, daß bei den Walen und Robben die Nasenlöcher dauernd geschlossen sind und zum Zweck der Atmung erst geöffnet werden müssen. Bei den Walen sind die Lungen sehr groß, und die Luftzufuhrwege sind besonders ge-

sichert. Die Nasenlöcher, die allein für die Luftaufnahme in Betracht kommen, sind auf die Höhe des Kopfes verschoben, so daß sie sich bei ruhiger Lage des Wals an der Wasseroberfläche in der Luft befinden. Die vereinigten Nasengänge stehen nicht nur mit der Rachenhöhle und durch deren Vermittelung mit dem Kehlkopf in Verbindung, sondern ein röhrenförmiger Fortsatz des Kehlkopfes ist durch die Rachenhöhle hindurch in die innere Nasenöffnung hineingewachsen (Fig. 12). Nicht anders als die höheren Wirbeltiere des Meeres verhalten sich die des Süßwassers. Krokodile und Nilpferde z. B. können völlig unter Wasser ruhen, sie haben aber dabei dauernd die Nasenlöcher, die auf einer kleinen Erhöhung liegen, an der Oberfläche (Fig. 13). Daß selbst Fische die atmosphärische Luft ausnutzen können, wurde soeben erwähnt. Von den merkwürdigen Lurchfischen (Dipnoern), bei denen diese Fähigkeit hoch entwickelt ist, soll unten noch die Rede sein. Es ist ferner bekannt, daß Fische in verdorbenem Wasser an die Oberfläche kommen und Luft schnappen, um ihren Kiemen auf diesem ungewöhnlichen Wege Sauerstoff zuzuführen.

Von den Mollusken haben wir hier die Lungenschnecken zu nennen. Ihre Mantelhöhle enthält nicht mehr wie bei anderen Schnecken eine Kieme sondern sie ist mit Luft gefüllt und zeigt ein dichtes Netz fein verzweigter Blutgefäße in ihrer Wand. Sie ist zur Luftatemhöhle, zur Lunge geworden. Diese Schnecken kommen von Zeit zu Zeit an die Oberfläche, öffnen das Atemloch, wechseln die Luft in der Mantelhöhle und verschwinden wieder unter Wasser. Da die Höhle meist von beträchtlicher Größe, größer als der ganze übrige Körper ist, können sie große Luftmengen, die ihnen einen langen Aufenthalt unter Wasser gestatten, mit sich in die Tiefe führen. Lungenschnecken tiefer Seen haben ihre Lungenhöhle mit Wasser gefüllt, atmen also, da sie nicht zur Oberfläche aufsteigen können, keine Luft mehr.

Fig. 13. Kopf von *Gavialis gangeticus* Nach Leunis.

Besonders reich sind die Insekten an Anpassungen dieser Art, sowohl Larven wie auch die dauernd im Wasser lebenden vollentwickelten Käfer und Wanzen. Der Gelbrand (*Dytiscus marginalis*) nimmt in den eingefetteten Hohlraum zwischen seinem Hinterleib und den Flügeldecken eine beträchtliche Luftmenge auf, indem er mit dem Hinterleibsende, an dem man dauernd die Luftblase etwas hervorquellen sieht, an die Wasseroberfläche kommt. Ebenso verhalten sich die meisten anderen Wasserkäfer, während manche (*Hydrophilus*) und auch Wanzen (*Corixa*) zum Luftschnappen mit dem Vorderkörper auftauchen. Die Wasserwanze *Notonecta glauca,* der Rückenschwimmer, sammelt die Luft hauptsächlich in zwei von Haaren geschützten Kanälen ihrer Bauchseite an, zum Teil auch unter den Flügeln. Die Wasserspinne (*Argyroneta aquatica*) befördert Luft zwischen den unbenetzbaren Haaren ihres Hinterleibs in die Tiefe. Imagines mancher Libellen, Phryganiden usw. können, um die Eier abzulegen, an Stengeln von Wasserpflanzen unter Wasser kriechen. Sie sind dann von einer dünnen Lufthülle überzogen.

Während alle diese Gliedertiere Luft für die Atmung in oft beträchtlicher Menge mit sich in die Tiefe schleppen, gibt es viele andere, die sich möglichst dauernd mit der Oberfläche in Verbindung halten.

Und diese tragen dann die Luft nicht an ihrer Körperoberfläche, sondern nehmen sie unmittelbar in das Innere auf. Sie besitzen zu diesem Zweck gewöhnlich kürzere oder längere Atemröhren, deren Ende die Oberfläche des Wassers fast dauernd berührt. Diese Röhren pflegen sich, ebenso wie es von manchen Tracheenkiemen erwähnt wurde, an das vordere oder häufiger das hintere Ende der beiden Haupttracheenstämme anzuschließen.

Von den Wanzen haben *Nepa* (Fig. 14) und *Ranatra* solche langen, aus mehreren Teilen zusammengesetzten Röhren am Hinterleib. Weitverbreitet sind sie besonders bei Zweiflüglern. Unter den Fliegenlarven atmet z. B. die spindelförmige, deutlich geringelte von *Stratiomys* auf diese Weise. An ihrem Hinterende steht ein Kranz von Borsten, der sich an der

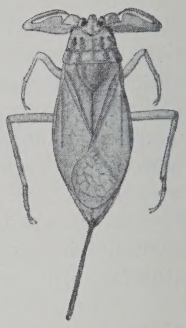
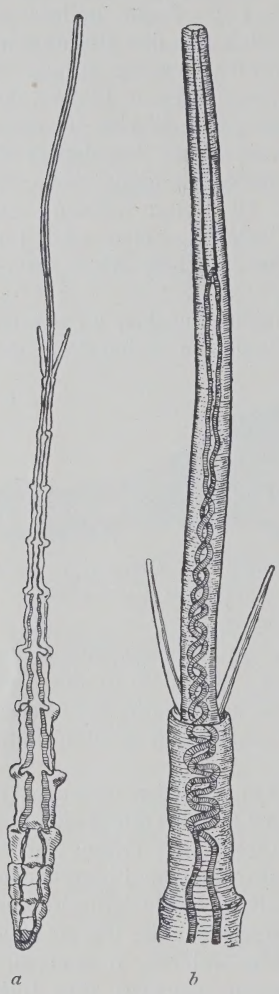


Fig. 14. *Nepa cinerea*. Nach Kuhlgatz.



a *b*

Fig. 15. *a* Larve von *Ptychoptera paludosa*, *b* das Hinterende stärker vergrößert. Nach Grobben aus Mial.

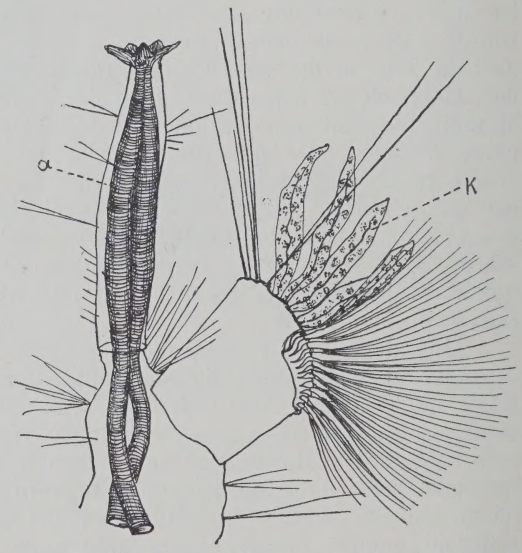


Fig. 16. Hinterende der abgestreiften Larvenhaut einer Stechmücke (*Culex*). *a* Tracheenstämme, *K* Kiemenblättchen. Darunter flossenartige Borstenreihe. Nach Hentschel.

Wasseroberfläche ausbreitet, wie ein Trichter für die Atemluft. Bei *Ptychoptera* (Fig. 15) ist der Hinterleib lang ausgezogen, bei der bekannten „Rattenschwanzlarve“ von *Eristalis tenax* setzt sich an den wurstförmigen Körper eine fadenförmige Atemröhre an, die einer beträchtlichen Verlängerung (bis zu 15 cm) fähig ist. Unter den Mücken besitzen z. B. die gewöhnlichen Stechmücken (*Culex*) am Hinterende eine besondere kurze, vom Schwanz abbiegende Atemröhre mit den beiden

Tracheen im Innern und einem Kranz von Plättchen am Ende, die ihrer Funktion nach den Borsten der *Stratiomys*-Larve entsprechen (Fig. 16). Diese Larven hängen im Ruhezustand frei an der Wasseroberfläche mit nach unten gekehrtem Kopf. Umgekehrt hängen die Puppen von *Culex*, weil bei ihnen am Vorderende, am Hinterkopf zwei hornartige Atemröhren hervorragen, die mit der Luft in Verbindung bleiben müssen. Diese Puppen sind ebenfalls beweglich und imstande, durch Schlagen des Hinterleibes bei Gefahr in die Tiefe zu schwimmen. Gewisse Fliegenpuppen ruhen dagegen unbeweglich dicht unter der Oberfläche in wagerechter Lage, mit zwei schräg aufwärts gerichteten Atemröhren die Wasserfläche berührend. Es ist beachtenswert, daß alle die Zweiflüglerlarven, denen sich noch die mancher Wasserkäfer, z. B. von *Dytiscus*, anschließen lassen, auf ganz andere Weise zu ihrer Atemröhre kommen als die Wanzen. Im einen Falle ist der Hinterleib selbst röhrenförmig verlängert, im anderen sind Hinterleibsfortsätze verlängert und röhrenförmig zusammengelegt, ähnlich wie die Teile eines Rüssels von Schmetterlingen, Mücken oder Wanzen. Der gleiche biologische Zweck wird also entgegen dem oberflächlichen Augenschein mit ganz verschiedenen morphologischen Mitteln erreicht.

An diese vielen Arten der Atmung, bei denen die atmosphärische Luft unmittelbar ausgenutzt wird, schließen sich einige sonderbare abgeleitete Atmungsweisen an, bei denen die Notwendigkeit der Verbindung mit der Wasseroberfläche mehr oder weniger umgangen wird. Die Wasserspinne *(Argyroneta aquatica)* z. B. kann sich längere Zeit unter Wasser aufhalten, weil sie zwischen Pflanzen ein glockenförmiges Gespinnst anlegt, in dem sie die Luft aufspeichert, welche sie zwischen den Haaren ihrer Körperoberfläche in die Tiefe geschleppt hat. Bei manchen Insekten kommt es gewissermaßen zu einem Atemparasitismus. Sie nutzen die Luft aus, welche von den Wasserpflanzen herabgeführt wird. So atmen manche kleine Käfer aus den Sauerstoffbläschen, welche die Wasserpflanzen bei Sonnenlicht ausscheiden. Gewisse Schmetterlinge vermögen Puppenkokons unter Wasser anzulegen, weil sie in den Interzellularräumen der Pflanzenstengel eine Luftquelle vorfinden. Die spinnenden Raupen schneiden diese Lufträume an und sammeln die austretende Luft, ganz ähnlich wie *Argyroneta*, in dem Gespinnst auf. Gewisse Mückenlarven *(Mansonia)* sind am Ende ihrer Atemröhren mit einem Bohrapparat versehen, mit dessen Hilfe sie ebenfalls die Interzellularen öffnen, um dann an der Öffnung hängen zu bleiben und dauernd Luft daraus einzusaugen.

Bei der Fülle der verschiedenen Atmungsweisen, die wir bei Wassertieren zu unterscheiden vermögen, und bei der großen Verschiedenartigkeit der Entstehungsstätten der Atmungsorgane wird es nicht mehr auffallend erscheinen, daß ein und dasselbe Tier unter Umständen auf verschiedene Weisen atmen kann. Als Anlässe dieser Erscheinung dürfen allgemein betrachtet werden einerseits das Bedürfnis irgend einer Ergänzung des Atemapparates, einer reicheren Luftzufuhr, andererseits das Vorhandensein zweier verschiedener Atemquellen.

Zieht man die bei Wassertieren so verbreitete Hautatmung mit in Betracht, die ja der Atmung der untergetauchten Wasserpflanzen völlig entspricht, so erscheint Mehrfachatmung eigentlich nicht mehr als Ausnahme, sondern als Regel. Wo verschiedene Atmungsorgane nebeneinander vorhanden sind, werden diese bald im Sinne dauernder Doppelatmung, bald im Sinne einer Wechselatmung verwendet. Doppelatmung

findet sich bei Stechmückenlarven, die mit Luftröhren und Blutkiemen versehen sind, beim Schlammpeitzger, der durch Kiemen und Darm atmet, bei Weichschildkröten (*Trionyx*) und dem Schlammspringer (*Periophthalmus*), wo die Schlundhöhlenwand als Nebenorgan der Atmung dient. Gewisse Prosobranchier des Süßwassers warmer Länder, der Gattung *Ampullaria* angehörig, sind mit Kiemen und daneben mit einer Lungenhöhle mit Atemröhre versehen. Hier findet zwischen der Benutzung der beiden Organe, wenn sie auch gewöhnlich nebeneinander verwendet werden, schon eine einigermaßen regelmäßige Abwechslung statt, indem

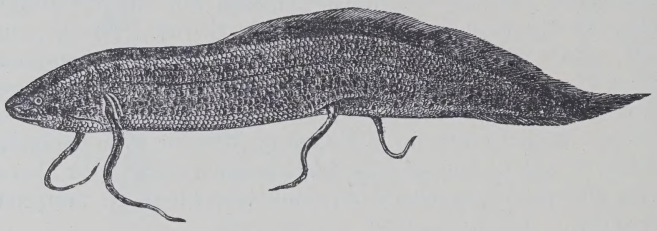


Fig. 17. *Protopterus annecteus.* Aus Boas.

die Luftatmung allein wirksam bleibt, wenn zur heißen Jahreszeit das Wasser austrocknet. Wir hätten es dann mit jener zweiten Form, der Wechselatmung, zu tun.

Eine solche tritt in ausgeprägtester Weise bei den Lurchfischen *Protopterus* (Fig. 17) und *Lepidosiren* auf. Wenn in den tropischen Süßwässern das Wasser zur Trockenzeit verschwindet, wühlen sie sich in den Schlamm, wo sie zusammengerollt einen Sommerschlaf halten. An Stelle der Kiemen tritt die Schwimmblase als Atemorgan in Tätigkeit, also das Organ, auf welches die Lunge der höheren Wirbeltiere entwicklungsgeschichtlich zurückzuführen ist. Wechselatmung ganz anderer Art zeigen manche Krebse, insbesondere der berühmte Palmendieb, *Birgus latro.* Er vertauscht das eine Medium mit dem anderen, lebt aber nur noch zur Laichzeit im Wasser. Unter seiner Schalenduplikatur (Fig. 18) an den Seiten des Körpers finden sich nur kleine Kiemen, während der größte Teil der Kiemenhöhle mit blutgefäßreichem Gewebe ausgekleidete Wände hat, ganz ähnlich der Lungenhöhle bei den Lungenschnecken, und zur Luftatmung dient. Die sogenannten Labyrinthfische, welche systematisch verschiedenen Familien (*Osphromenidae* und *Anabantidae*) angehören, haben ein von Knochenlamellen getragenes faltenreiches Organ mit zarten, blutreichen Epithelien in der Nachbar-

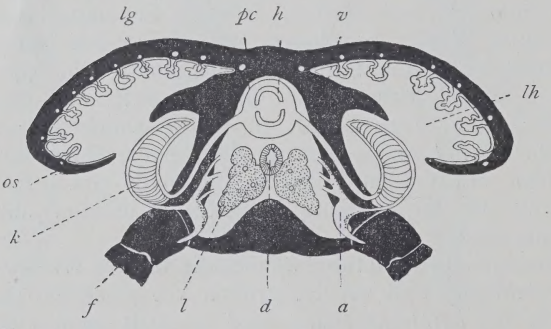


Fig. 18. Atmungsorgane von *Birgus latro*, schematisiert. *h* Herz, *pc* Perikard, *k* Kieme, *os* Rückenpanzer, *lg* Lungenbüschel, *lh* Lungenhöhle, *v* Kiemenvene, *a* Kiemenarterie, *d* Darm, *l* Leber, *f* Fuß. Nach Semper aus Haller.

schaft der Kiemenhöhle ausgebildet, das der Luftatmung dient und manchen von ihnen den Aufenthalt auf dem Lande gestattet. Die Wasseratmung ist mehr oder weniger entbehrlich geworden. Bei den Lurchfischen handelt es sich also um zwei voneinander ganz unabhängige typische Atmungsorgane, bei den Krebsen und *Ampullaria* um eine Abgliederung, bei den Labyrinthfischen und *Culex*larven um eine Angliederung eines zweiten Organs, beim Schlammpeitzger, den Schildkröten und dem Schlammspringer um die Entstehung einer Nebenfunktion des Ernährungsapparats.

Fragen wir uns nach dieser Übersicht der Atmungsweisen, welche Züge an ihnen im besonderen als spezifisch hydrische bezeichnet werden dürfen, so werden wir einerseits die Erscheinungen hervorzuheben haben, welche auf dem Fehlen der Austrocknungsgefahr beruhen. Dies ermöglicht ausgiebige Hautatmung und die häufige Außenlage oder sehr oberflächliche Lage der Atmungsorgane gegenüber der bei Landtieren gewöhnlichen Innenlage. Ausgedehnte äußere Oberflächenbildung steht der inneren bei Landtieren, insbesondere höheren Wirbeltieren, in gewissem Sinne auch Insekten, gegenüber. Spezifisch hydrische Atmungsorgane sind dementsprechend die Kieme nebst der Tracheenkieme. Andererseits tritt das Vorhandensein zweier verschiedener Sauerstoffquellen, die Ausnutzbarkeit beider Medien als dem Wasserleben eigentümlich hervor. Das typische Organ dafür ist die Atemröhre, wenn man das Wort in sehr weitem Sinne versteht, und Bildungen, wie den Nasenluftröhrengang der Wale oder die röhrenförmigen Interzellularräume der Wasserpflanzen, mit darunter begreift.

Beachtenswert ist der merkwürdige Unterschied zwischen der Bevölkerung des Meeres und der des Süßwassers in bezug auf die Atmungsweisen. An Reichtum und Mannigfaltigkeit ist hier das Süßwasser beträchtlich überlegen. Augenscheinlich hängt das einerseits mit der Doppelartigkeit seiner Besiedelung, vom Meere und vom Lande her, andererseits damit zusammen, daß die Art der Ausbreitung des Süßwassers auf der Erde die Ausnutzung der aërischen Sauerstoffquelle den Organismen in ihm erleichtert.

B. Lokalisation.

Wenn man sich fragt, welche Lebenserscheinungen im Wasser nächst der Atmung am meisten Besonderheiten gegenüber den entsprechenden in der Luft zeigen, so wird man unzweifelhaft antworten: Die Bewegung. In der Tat, wie für die Atmung, so bietet seine mechanische und molekulare Beschaffenheit für die Bewegung völlig andersartige Bedingungen als die Luft. Atmungsorgane und Bewegungsorgane sind es, an denen wir in erster Linie Wassertiere von Lufttieren unterscheiden.

Atmung war nun ein allgemeiner, elementarer, überall unumgänglicher Lebensvorgang. Bewegung, insbesondere Ortsbewegung, ist das nicht. Denn viele Tiere und fast alle Pflanzen entbehren der Ortsbewegung. Die Bewegung scheint daher nicht von so allumfassender Bedeutung zu sein wie die Atmung: Sie stellt sich mehr als ein Hilfsvorgang dar, der zur Unterstützung der wesentlichen Hauptfunktionen des Lebens stattfinden, aber auch fehlen kann. Sie unterstützt den Organismus in ganz bestimmter Richtung. Sie verändert die Lage des Körpers im Raum, sie führt ihn von Ort zu Ort, sie ist — und darin muß man ihren eigentlichen Sinn sehen — das Mittel, ihm in jedem Augenblick den für sein Leben erwünschten Ort zu gewinnen. Ortsgewinnung ist ihr Zweck.

Aber ist nicht zweckmäßige Ortsgewinnung ein ganz allgemeines Bedürfnis für die Organismen? Muß sie nicht gerade für diejenigen, welche den Ort, den sie einmal gewonnen haben, nicht mehr verändern können, ganz besonders wichtig sein? Bei vielen von diesen ist ja die Ortsgewinnung eine ganz zufällige, in keiner Weise aktiver Betätigung unterworfene. Zufällig werden die Keime hierhin und dorthin verschlagen, und so kommt es, daß Tausende von ihnen an ungünstigen Stätten zugrunde gehen. Die aber am Leben bleiben, haben einen günstigen Platz gefunden. Die Gunst der örtlichen Bedingungen ist von höchster Lebenswichtigkeit für sie. So bedürfen sie der Mittel, ihren Ort zu erhalten.

Ortsgewinnung durch Bewegung und Ortserhaltung durch Befestigung oder andere Mittel sind also nur zwei besondere Arten, ein und dasselbe Grundbedürfnis zu befriedigen. Dies Bedürfnis ist ein ganz allgemeines, so allgemein für alle Tiere und Pflanzen wie die Atmung. Wir wollen die Lebensäußerungen, welche diesem Bedürfnis entsprechen, unter dem Namen Lokalisation zusammenfassen.

Auf die Lokalisationsweise sind jene drei oben erwähnten Begriffe zur Einteilung der Wasserorganismen, Benthos, Nekton und Plankton, begründet, die wir unter Hinzuziehung eines vierten, Pleuston, im folgenden häufig gebrauchen werden. Man versteht unter Benthos die Organismen des Bodens. Die Bezeichnung ist wenig zweckmäßig, weil Benthos „Tiefe“ heißt, nicht „das der Tiefe Angehörige“. Deutlicher drückt dies der Begriff „Benthal“ aus, der allerdings sprachlich anfechtbar ist. Ein zweiter Mangel liegt darin, daß hier Tiefe für Boden oder Grund gesetzt ist. Die Bodenpflanzen des Meeres z. B. sind nichts weniger als Tiefenorganismen, sind vielmehr Flachwasserlebewesen. Sie sind nur tiefer lokalisiert als die im gleichen Gebiet lebenden Planktonpflanzen. Man unterscheidet vielfach vagiles und sessiles Benthos, je nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Fähigkeit zur Ortsbewegung. Die Trennung dieser beiden Gruppen ist biologisch tiefer greifend als die Abtrennung des Benthals von Plankton und Nekton, denn während diese gewissermaßen nur die Lokalisation durch das spezifische Gewicht betrifft, durch das ja die Bodengebundenheit bedingt ist, gründet sich jene auf eine ganze Reihe wichtigster biologischer Unterschiede, auf Lokalisations-, Ernährungs-, Skelettbildungs-, Sinneswahrnehmungsweisen. Man würde demgemäß besser den Begriff Benthal in zwei aufteilen, von denen der eine etwa „das Festsitzende“, der andere „das Wandelnde“ bezeichnen würde, die sich ähnlich zueinander verhalten würden wie die Begriffe Plankton und Nekton. Doch soll in diesem Buche an dem Sprachgebrauch festgehalten werden.

Die Tiere und Pflanzen des offenen Wassers faßt man für das Meer oft als pelagische Organismen oder Pelagial zusammen und trennt sie in die beiden Gruppen Nekton und Plankton. Diese im allgemeinen sehr brauchbaren Begriffe bezeichnen einerseits das „Schwimmende“, d. h. das durch Eigenbewegung zu wesentlicher Ortsveränderung Fähige, andererseits das dazu Unfähige, das „Treibende“. Der Unterschied zwischen beiden ähnelt, wie gesagt, dem zwischen vagilem und sessilem Benthal. Der Begriff Benthal entspricht eigentlich dem des Pelagials. Für Plankton „Auftrieb“ zu sagen, ist wenig zweckmäßig, da das Aufwärtstreiben keine allgemeine und stets nur eine ganz nebensächliche Eigenschaft des Planktons ist. Die Grenze zwischen Nekton und Plankton ist nicht scharf. Nektonten, z. B. Fische, treiben auch und erleiden oft durch Strömungen bedeutende

Ortsveränderungen. Große Planktonten vermögen zum Teil im Laufe eines Tages eine ganze Anzahl Meter im Wasser emporzusteigen, was eine sehr wesentliche Ortsveränderung ist. Diesen logischen Widersprüchen stehen jedoch so viele biologische Unterscheidungsgründe gegenüber, daß die Verwendung der beiden Begriffe fast niemals auf Schwierigkeiten stößt. Häufiger treten Schwierigkeiten auf bei der Unterscheidung vagiler benthonischer von nektonischen Tieren.

Die Botaniker bezeichnen mit dem Worte Pleuston die an der Oberfläche des Wassers treibenden Pflanzen, wie z. B. Wasserlinsen. Wir wollen den Ausdruck auf die Tiere ausdehnen und unter Pleuston alle Organismen verstehen, deren Leben sich im wesentlichen an der Wasseroberfläche abspielt. Außer der Lokalisation durch das spezifische Gewicht ist diesen Tieren und Pflanzen in der großen Mehrzahl die Atmung aus der atmosphärischen Luft gemeinsam. Trotz mancher Abgrenzungsschwierigkeiten gegen Benthal, Nekton, Plankton und gegen die Lebewelt des Landes und der Luft ist der Begriff recht brauchbar. Er wird beim Meere dem Begriff Pelagial mit unterzuordnen sein.

Es soll nun untersucht werden, inwiefern die Lokalisationsweisen der Wasserorganismen „hydrisch bedingt" sind. Zunächst bei den Ortsveränderlichen, d. h. denen, welche gegen ihre individuelle Umgebung selbsttätig den Ort verändern. Es handelt sich nicht allgemein um Ortsveränderung im Raum, sondern um selbsttätige Bewegung.

Dabei werden uns die benthonischen Tiere verhältnismäßig wenig angehen, denn je mehr ein Tier Bodentier ist, je echter benthonisch, um so weniger wird seine Bewegungsweise Eigentümlichkeiten zeigen, die darauf zurückzuführen sind, daß seine Umgebung Wasser ist und nicht Luft. Das Kriechen, Laufen, Schreiten und Klettern muß unter Wasser unzweifelhaft etwas anders von statten gehen als in der Luft, doch nicht wesentlich anders. Nimmt man Bodentiere aus dem Wasser, so pflegen sie sich etwas schwerfälliger fortzubewegen, als in ihrem Element, aber die meisten sind doch der Fortbewegung fähig. So wird man besondere Anpassungen an die eigenartigen mechanischen Bewegungsbedingungen schwer nachweisen können. Wohl aber gibt es Anpassungen an die molekularen Bedingungen des Wassers. Was bei der Atmung so bedeutsam war, die Nässe, die Nicht-Austrockenbarkeit, ist auch hier wichtig. Es gibt Bewegungsorgane, welche aus diesem Grunde nur im Wasser möglich sind, die zwar nicht hydrodynamisch, wohl aber hydrisch bedingt sind. Pseudopodien, Wimpern, Geißeln sowie allerlei zarthäutige Füßchen und Fußstummeln gehören hierher. Fleischige Kriechsohlen und Grabglieder sind zum wenigsten viel seltener auf dem Lande, wie auch die gleitende Bewegung eines nackten Körpers höchstens in feuchter Luft, wie etwa bei den Regenwürmern, ausgeführt werden kann. Die Bewegung der Amoeben und Foraminiferen, das Laufen der hypotrichen Ciliaten, das langsame Wandern der Hydren, das Fortgleiten durch Wimperbewegung bei den Strudelwürmern, die Bewegung vieler anderer Würmer, vieler Mollusken, das Kriechen der Echinodermen mit ihren zarthäutigen wasserhaltigen „Füßchen", das alles beruht auf Organisationen, die nur im Wasser möglich sind. Mittelbar durch das Wasser bedingt ist es auch, daß das Bohren, Graben, Wühlen, Pflügen im Grunde hier eine viel größere Rolle spielt als auf dem Lande. Die Verringerung des spezifischen Gewichtes im Wasser macht den Boden so leicht, daß z. B. Schollen mit einem einzigen Schlage, gewisse Krabben in wenigen Sekunden sich in ihm einwühlen, und das Leben im Schlamm hier eine so große Rolle spielt.

Das Nekton ist es, was uns hier vorwiegend beschäftigen muß. Die Fähigkeit zu freier, selbstätiger Bewegung nach allen Richtungen im Wasser steht bei ihm derart im Mittelpunkte aller Lebensäußerungen, daß nicht nur die besonderen Bewegungsorgane dem entsprechen, sondern die ganze Organisation des Körpers mehr oder weniger darauf abgestimmt sein muß. Das fällt besonders bei der Körpergestalt auf, die oft nur aus der Bewegungsweise verständlich wird. Weiter kommt die zweckmäßige Bestimmung des spezifischen Gewichts in Betracht, eine beim Plankton so bedeutsame, beim Nekton nicht unwesentliche Angelegenheit.

Die meisten Fische sind bekanntlich durch die Schwimmblase in den Stand gesetzt, ihr spezifisches Gewicht dem des Wassers anzugleichen. Sie ist mit den Luftgasen gefüllt, jedoch in sehr verschiedenem Mengenverhältnis, und je nach der Menge dieser Gase, der Größe der Blase und dem Gasdruck sind sie für das Leben in verschiedenen Tiefen oder auf dem Boden geeignet. In jedem Falle wird ihnen durch diesen hydrostatischen Apparat das Schwimmen wesentlich erleichert. Eine Veränderung des spezifischen Gewichts kann, wie schon erwähnt, bei allen Fischen mit Schwimmblase langsam von statten gehen, indem die Gase resorbiert werden, mit einiger Geschwindigkeit nur dann, wenn ein Schwimmblasengang diesen Gasbehälter mit dem Vorderdarm und dadurch mit der Außenwelt in Verbindung setzt.

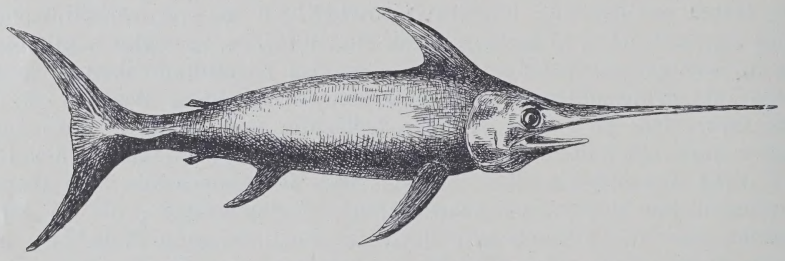


Fig. 19. *Xiphias gladius*, Schwertfisch. Orig.

Bei den verhältnismäßig wenigen übrigen Nektonten, den höheren Wirbeltieren des Wassers und den Tintenfischen, finden wir solche Einrichtungen im allgemeinen nicht. Nur die vierkiemigen Tintenfische der Gattung *Nautilus* besitzen in ihrer gekammerten luftgefüllten Schale einen hydrostatischen Apparat. Ganz dieselben Verhältnisse zeigten die ausgestorbenen Ammoniten. Bei den Walen ist das spezifische Gewicht geringer als das des Wassers. Insbesondere der große Fettreichtum ihrer Haut, beim Pottwal auch der des Kopfes, bedingt es, daß sie in der Bewegungslosigkeit an der Oberfläche des Wassers treiben. Das entspricht ihrer Abhängigkeit von der Oberfläche in bezug auf die Atmung. Ganz im Gegensatz dazu sind die Seekühe, Tiere mit auffallend gewichtigen Knochen, schwerer als das Wasser. Während also die Fische sich beliebig im Wasser fortbewegen, ist für die Bewegung der Wale das Hinabtauchen neben der Bewegung nahe der Oberfläche, für die Seekühe das Auftauchen neben der Bewegung nahe dem Grunde charakteristisch, alles bestimmt durch die Besonderheiten ihres spezifischen Gewichts.

Die Gestalt nun, welche in idealster Weise dem Schwimmen unter Wasser entsprechen würde, dürfte die spindelförmige sein. Ihr nähert sich der Fischkörper bald mehr, bald weniger. Vollkommenste Formen

dieser Art stellen die Schwertfische (*Xiphias* und *Histiophorus*, Fig. 19) und die Blauhaie (*Carcharias glaucus*) dar, beides wundervolle Schwimmer der freien, landfernen Hochsee. Doch findet man überall unter den Fischen gleichsam ein Streben nach diesem Ideal, dem sich der gute Schwimmer bald mehr, bald weniger nähert. Von dem Wert und der Zweckmäßigkeit dieser Gestalt überzeugt vielleicht noch mehr der Umstand, daß sie bei den Walen, insbesondere den herrlich schwimmenden spitzschnauzigen Delphinen (*Delphinus delphis*), wiederkehrt. Das Wasser hat es fertig gebracht, das Säugetier in die Fischform zu zwingen. Und diese Gewalt der anpassenden Kräfte ist nicht nur einmal, ist in ganz analoger Weise auch bei den Ichthyosauren, den Delphinen des Reptilienzeitalters der Erde, zur Herrschaft über den terrestrisch gebauten Körper gekommen. Besonders bemerkenswert ist bei diesen Umwandlungen noch, wie die Oberfläche des Körpers glatt geworden ist. Was Reibung erzeugen konnte, wie die äußeren Ohren und das Haarkleid der Säugetiere, ist mehr oder weniger geschwunden. — Auch bei den Vögeln haben die besten Unterwasserschwimmer, die Pinguine, den Weg der Umbildung zur Spindelgestalt betreten.

Oft wird jedoch bei den guten Schwimmern auch der kreisförmige Querschnitt elliptisch, d. h. der Körper mehr oder weniger abgeflacht, wie zusammengedrückt, sei es von oben, sei es von den Seiten her. Er ist dann nicht sowohl zum Durchbohren, als vielmehr zum Durchschneiden des Wassers geeignet. Im allgemeinen sind es weniger schlank gebaute Tiere, bei denen dies eintritt. Bei Fischen gibt es viele Beispiele beider Art, doch sind die Fälle äußerster Abplattung, wie bei den Plattfischen und dem seltsamen, bei 6 m Länge nur 5 cm dicken Heringskönig (*Regalecus banksi*), nicht sowohl mehr dem scharfen Durchschneiden als dem Schlängeln angepaßt. Sehr auffallend ist es, wie gegenüber den hochgewölbten, etwa halbkugeligen Landschildkröten die Seeschildkröten und ebenso die des Süßwassers meist flach gebaut sind. Unter den Insekten sind viele Wasserkäfer, Dytisciden, Hydrophiliden und Gyriniden, und einige Wanzen recht gute Beispiele dieser Art.

Beachtenswert ist auch die Gestalt vieler Tintenfische, insbesondere der mehr spindelförmigen Arten (*Loligo*, Fig. 27), die schlank zylindrisch und nach hinten zugespitzt sind. Bei anderen wieder, wie übrigens in allen Nektontengruppen, fehlt jede Anpassung nach dieser Richtung. Da es schließlich unter den planktonischen Tieren viele gibt, die ebenfalls gut schwimmen, die an relativer Geschwindigkeit der aktiven Bewegung den Nektonten nichts nachgeben, also gewissermaßen trotz ihrer planktonischen Lebensweise zugleich Nektonten kleinsten Maßstabes sind, so ist es verständlich, daß zum Teil ähnliche Körperformen wie bei diesen wiederkehren. Es sei z. B. an Copepoden und an wohlbekannte Ciliaten, wie *Paramaecium*, erinnert, doch soll nicht besonders auf sie eingegangen werden.

An diesen ihrer Gestalt nach oft so hochgradig ihrer Aufgabe angepaßten Körpern finden wir nun bei fast allen Nektonten und den entsprechenden Planktonten besondere Organe für das Schwimmen. Nur bei Tieren, welche schlängelnd das freie Wasser durchdringen, können sie fehlen. Da ist gewissermaßen der ganze, oft abgeplattete Körper zum Bewegungsorgan geworden. Das mechanische Prinzip der vielerlei verschiedenen Organe pflegt in der großen Mehrzahl der Fälle immer wieder das des Ruders zu sein, wenn auch in höchst verschiedenartigen Abwandlungen.

Oft haben die Gliedmaßen Gestalt und Leistung von Ruderplatten. Der Fuß der Wasservögel mit seinen drei oder (*Steganopodes*) vier durch Schwimmhäute verbundenen oder (z. B. Haubentaucher) von Hautsäumen umgebenen Zehen stellt eine sekundäre Umbildung nach dieser Richtung hin dar, die Brust- und Bauchflossen der Fische sind ursprünglich als Rudergliedmaßen angelegte Organe. Allerdings ist gerade deren Funktion eine mehr steuernde, denn hauptsächlich der Schwanz ist das Schwimmorgan der Fische. Die vollkommensten Unterwasser-Schwimmer unter den Vögeln, die Pinguine, benutzen auch die Vordergliedmaßen zum Rudern und sind dadurch einer schnellen Bewegung im Wasser fähig. Ihre Flügel hängen (Fig. 20) als steife nur schuppenartig be-

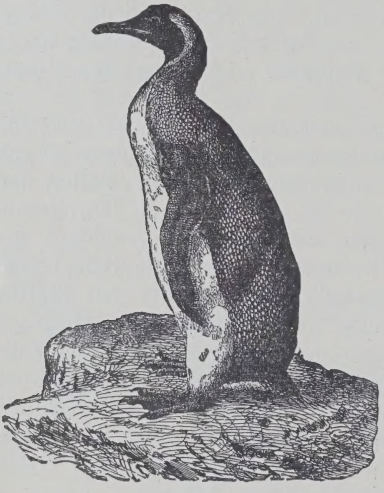


Fig. 20. Pinguin (*Aptenodytes patagonica*). Aus Brehm.

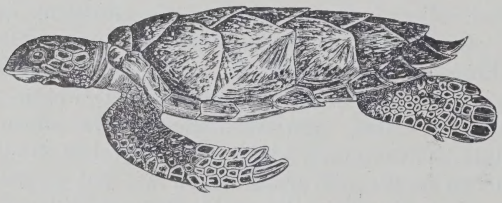


Fig. 21. *Chelone imbricata*. Nach Hayek aus Hertwig.

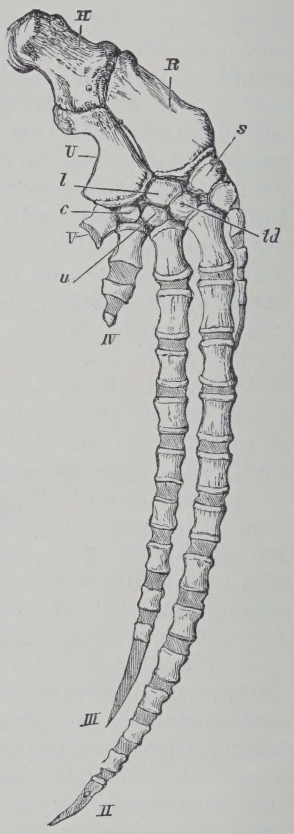


Fig. 22. Flossenskelett eines Grindwals (*Globicephalus*). *II—IV* zweiter bis vierter Finger, *V* fünfter Mittelhandknochen. Nach Flower aus Boas.

fiederte Platten an den Seiten des Körpers, unfähig zum Fluge, nichts destoweniger aber — im Gegensatz zu denen der Strauße — mit kräftiger Muskulatur versehen, die sich an einem hohen Brustbeinkamm ansetzt. Die paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere sind auch bei den Seeschildkröten und den Seesäugetieren zu Rudern umgebildet. Suppenschildkröte (*Chelone viridis*), Carettschildkröte (*Ch. imbricata*) und viele andere Schildkröten im Meer und Süßwasser haben Platten anstatt der Hände und Füße; ihre Finger und Zehen sind verschmolzen, von den Krallen ist oft nur die eine oder andere übrig geblieben (Fig. 21). Bei

der europäischen Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) ist zwar der fünffingerige Bau noch deutlich erhalten, aber Schwimmhäute machen den Fuß zum Ruder. Reihen von Ruderorganen verschiedener Vollkommenheit kann man auch aufstellen, wenn man die Gliedmaßen verschiedener Wassersäugetiere vergleichend betrachtet. Bei den Fischottern (*Lutra*) des Süßwassers und den Seeottern (*Euhydra*) sind die Schwimmhäute noch nicht so vollkommen entwickelt wie beim Biber (*Castor*). Beide stehen aber etwa der Stufe der Sumpfschildkröte nahe, während den Seeschildkröten die drei Hauptgruppen der Meeressäugetiere entsprechen. Bei den Flossenfüßern (*Pinnipedia*) pflegen die Nägel meist noch erhalten zu sein, doch sind die Zehen mehr oder weniger vollkommen in einer allgemeinen Haut- und Muskelumkleidung verschwunden. Die Fingerknochen sind bei den besten Schwimmern abgeplattet und durch knorpelige Fortsätze verlängert. Bei Ohrenrobben (*Otariidae*) und Walroßen (*Rosmaridae*) sind die Flossen groß, stark, nach vorn und hinten drehbar, bei den Seehunden (*Phocidae*) dagegen die Brustflossen klein, nur Steuerorgane, während die Hinterflossen ihrer Gestalt, Lage und Funktion nach eigentlich nicht mehr den Charakter seitlicher Gliedmaßen haben, sondern mehr einem kräftigen, flossentragenden Schwanz entsprechen. Wale (*Cetacea*) und Seekühe (*Sirenia*) haben hier im Bau ihrer Brustflosse das Vollkommenste erreicht. Von Fingern ist äußerlich nichts mehr zu sehen, die Krallen sind ganz geschwunden, die Gliedmaße stellt eine einfache, im allgemeinen kurze, jedoch beim Buckelwal (*Megaptera nodosa*) außerordentlich verlängerte Platte dar. Das Skelett zeigt die Knochen der Wirbeltierextremität, doch sind die Arme verkürzt und großenteils in der Fleischmasse der Brust verborgen, alle Handknochen sind abgeplattet, die Zahl der Finger ist auf vier herabgesetzt, die Zahl der Fingerglieder aber oft bedeutend erhöht (Fig. 22).

Fig. 23. Beine des Taumelkäfers (*Gyrinus*). Nach Hentschel.

Gleichgerichtete Umbildungen der Gliedmaßen, wie bei so vielen Wirbeltieren, begegnen uns bei den Insekten wieder. So sind bei vielen Käfern und Wasserwanzen die Hinterbeine ruderförmig vereinfacht und verbreitert. Besonders auffallend ist dies bei den Taumelkäfern (*Gyrinus*, Fig. 23), doch mag da die Beingestalt auch mit der Bewegung an der Oberfläche des Wassers in Zusammenhang stehen. Oft kommt hier noch ein neues Mittel der flächenhaften Verbreiterung, und zwar nicht selten als Hauptmittel, hinzu, indem Reihen von Borsten, die sich nach Bedarf aufrichten und niederlegen lassen (Fig. 24), am Rande der Ruderfläche

stehen. Naturgemäß können nur bei kleineren Tieren Borsten zu diesem Zweck verwendet werden, und so ist es beachtenswert, daß bei unserem kleinsten Wassersäugetier, der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*), der Außenrand der Fußsohle ebenfalls mit einem aus starren Borsten bestehenden Saume besetzt ist. Auch die Larven der großen Wasserkäfer sowie Milben und die Wasserspinne (*Argyroneta*) schwimmen mit Hilfe solcher Borstenkämme. Bei manchen Insektenlarven können die plattenförmigen Tracheenkiemen durch Ruderbewegungen das Schwimmen unterstützen.

Daß unter den so erstaunlich wandelbaren Gliedmaßen der Krebse auch vielerlei Schwimmbeine vorkommen, ist selbstverständlich. Gleichsam wie ein vielruderiges Schiff bewegen sich die bezeichnend benannten Blattfüßler *Apus* und *Branchipus* auf dem Rücken schwimmend in gleichmäßiger Fahrt durch das Wasser. Die Spaltfüße der Copepoden sind zu Ruderfüßen verbreitert. Auch bei zehnfüßigen Krebsen kommen noch Fälle vor, wo ein Beinpaar zum Ruderpaar umgebildet ist, z. B. bei den Schwimmkrabben der Gattung *Portunus*, die auch in der Nordsee leben. Und die Schwanzflosse ist ja bekanntlich bei den langschwänzigen Decapoden nur in ihrem Mittelstück ein Teil des Hinterleibs, in ihren Seitenteilen dagegen entstanden aus ruderförmig umgebildeten Spaltfüßen. Es sind ferner die Ruderantennen niederer Crustaceen anzuführen.

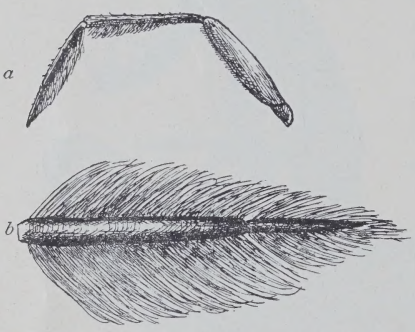


Fig. 24. *a* Schwimmbein von *Notonecta glauca*, *b* die beiden letzten Glieder von oben gesehen, stärker vergrößert. Nach Hentschel.

Die niedersten Tiere, welche paarige Gliedmaßen zur Ausbildung bringen, die polychäten Ringelwürmer, entbehren auch nicht der durch Ruder schwimmenden Formen. In der Tat sind bei vielen von ihnen — den sogenannten „Errantia“ — die Fußstummeln (Parapodien) zu Rudern umgebildet. Es treten aber schließlich auch echte Flossen in Tiergruppen auf, bei denen von Gliedmaßen nicht mehr die Rede sein kann, bei denen diese Gebilde aus bei den Verwandten ganz anders gestalteten Körperteilen durch das neu auftretende Bedürfnis des freien Schwimmens gleichsam willkürlich hervorgerufen zu sein scheinen. Vortrefflich zeigen das unter den Mollusken die Flügelschnecken (Pteropoden), bei denen der Fuß zu zwei seitlichen Flossen umgebildet ist, mit denen die Tiere gleichsam flatternd sich durch das Wasser bewegen. In der anderen Gruppe freischwimmender Schnecken, den Heteropoden oder Kielschnecken, ist der Fuß zu einem einfachen, ventralen, steuerartigen, aber auch rudernden Gebilde geworden. Gleichsam ganz frei aus dem Körper hervorgewachsen, ohne jede Grundlage eines in der Verwandtschaft anderen Zwecken dienenden Bewegungsorganes, und insofern gewissermaßen unabhängige Schöpfungen des Wassers, ähnlich den Rücken- und Schwanzflossen der Wale und Sirenen, sind die Flossen am Hinterleib vieler Tintenfische (Fig. 27). Obwohl sie nahe dem hinteren Körperende zu liegen pflegen und lebhaft an Schwanzflossen anderer Tiere erinnern, müssen wir sie doch wohl richtiger als Analoga der seitlichen Ruder betrachten, da der „Schwanz“ als solcher nur Träger für sie ist und

nicht wesentlich an der Erzeugung der Bewegung teilnimmt. Übrigens besteht natürlich keine scharfe Grenze zwischen seitlichen rudernden Organen und Ruderschwänzen, jener Fülle nicht minder mannigfacher Bildungen am Hinterende des Körpers, zu denen die kraftvollsten aller Schwimmorgane gehören.

Die flossenartigen Bildungen am Schwanz, die gemeinsam mit dem oft abgeflachten Schwanzende selbst die Bewegung erzeugen, scheiden sich morphologisch scheinbar in zwei ganz scharf getrennte Gruppen, die wagerecht und die senkrecht stehenden. Genauer betrachtet gibt es Zwischenformen, denn überall, wo eine Art Schwanzfächer, ein aus mehreren gegeneinander beweglichen Platten zusammengesetztes Gebilde vorkommt, können diese Platten gegeneinander in verschiedener Richtung gestellt werden. Die wechselnde, im einzelnen schwer übersehbare Wirkungsweise, welche so ermöglicht wird, ist auch bei einfachen aber biegsamen und drehbaren Schwanzflossen möglich. Es ist weniger die Lage der flossenartigen Bildungen allein, als ihre Gestalt, ihre Ausstattung mit Skelett und Muskulatur, ihr Zusammenhang und ihre Stellung im ganzen Bauplan des Hinterleibes, was die Art ihrer Bewegung bestimmt, die man nicht allzu grob durch Vergleiche mit den Antriebsmitteln menschlicher Wasserfahrzeuge verstehen wollen darf.

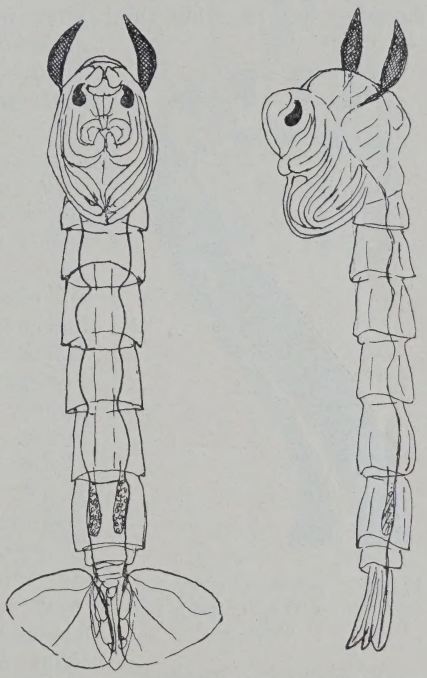


Fig. 25. Puppe von *Corethra plumicornis*. Nach Hentschel.

Als Beispiele von Schwanzbildungen mit im wesentlichen wagerechter Flächenausdehnung können etwa genannt werden bei den Gliedertieren die Schwänze vieler Krebse und einiger Mückenpuppen, bei den Wirbeltieren die der Wale, Seekühe und des Bibers. Bei dem Flußkrebs (*Potamobius astacus*) und seinen Verwandten setzt sich der Schwanzfächer wie gesagt aus dem letzten Hinterleibsgliede, dem Telson, und den plattig verbreiterten Spaltfüßen am vorletzten zusammen. Wesentlich für die Bewegung ist bei diesen langschwänzigen Decapoden, daß der Hinterleib nach unten und vorn eingeschlagen werden kann. Das ermöglicht die starken, stoßartigen Schwimmbewegungen, sowohl vorwärts wie rückwärts, deren diese Krebse fähig sind. Ganz entsprechend ist es bei den Mückenpuppen der Gattungen *Culex*, *Corethra* (Fig. 25) u. a. Sie versenken sich durch lebhaftes Schlagen mit dem Hinterleib rasch von der Oberfläche in die Tiefe, wobei auch ihnen ein breiter Schwanzfächer behilflich ist. Ähnlich sind die Verhältnisse bei den großen Meeressäugetieren. Der Schwanz selbst bewegt sich in vertikaler Richtung auf und ab, die Schwanzflossen sind mit starker Muskulatur versehen und vermöge einer außerordentlich feinen und mannigfaltigen Beweglichkeit

bei großer Elastizität hochentwickelte Bewegungsorgane. Ähnlich den Schwanzflossen wirken bei schwimmenden Robben die in die Schwanzgegend verlagerten Hinterbeine.

Von den senkrecht stehenden Schwanzflossen sind am bekanntesten die der Fische. Diese schwimmen in der Tat in der Hauptsache durch abwechselnd rechts und links gerichtete Schläge des Schwanzes selbst, deren Wirkung durch die Schwanzflosse verstärkt, durch sie und die übrigen Flossen geregelt wird. Wir finden aber entsprechende Organe anderwärts wieder. Unter den Amphibien seien Kaulquappen und Molche mit ihren Flossensäumen, unter den Reptilien die Meerschlangen (z. B. *Hydrus*, Fig. 26) genannt, deren Schwanz abgeplattet und bei denen sogar die letzten Schwanzwirbel seitlich zusammengedrückt sind. Unter den Säugetieren mag ein afrikanischer Insektenfresser, *Potamogale*, ein wieselartiges Tier mit langem Ruderschwanz, erwähnt werden. Wir finden dasselbe bei Insekten, und zwar bei Mückenlarven. Die von *Corethra plumicornis* ist durch einen schönen vertikalen Schwanzfächer von langen Borsten ausgezeichnet (Fig. 95).

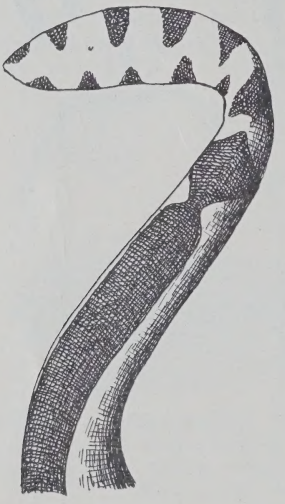


Fig. 26. Schwanz einer Seeschlange (*Hydrus platurus*). Orig.

Je schlanker ein Tierkörper ist, der durch Schwanzschläge in Bewegung gesetzt wird, und je weniger der Schwanz vom Körper abgesetzt ist, um so mehr pflegen die Schläge nach rechts und links sich auch dem übrigen Körper mitzuteilen und die Schwanzbewegung zu einer allgemeinen Körperbewegung zu machen. Denkt man sich einen bandförmigen Körper im Wasser, über den eine Wellenbewegung hingeht, und zwar von vorn nach hinten, so wird die Vorderseite jedes nach hinten vorschreitenden Wellenberges einen Druck auf das Wasser ausüben, und dieser Druck wird den Körper vorwärts treiben. Auf diese Weise erklären sich die schlängelnden Schwimmbewegungen. Auch die Schlängelung kann in senkrechter oder wagerechter Richtung stattfinden, jenes z. B. bei gewissen Egeln (*Herpobdella*), dies etwa beim Aal. Wie die Schwanzschläge durch eine Schwanzflosse, so werden die Schlängelbewegungen beim Aal oder Neunauge z. B. durch einen langen Flossensaum längs des Rückens, der den Schwanz umgreift, also zugleich Rücken-, Schwanz- und Afterflosse ist, unterstützt. Auch langgestreckte Körperteile, bandartige Flossen u. dgl. sind der Schlängelung fähig. Eine Wellenbewegung läuft z. B. beim Schwimmen über den Schwanz von *Potamogale*, über die seitlichen Flossensäume von *Sepia* und in ganz besonders starker und klarer Weise über die großen seitlichen Körperlappen der Rochen.

Überschaut man die ganze Fülle der bisher beschriebenen Bewegungsorgane, so wird man trotz aller Mannigfaltigkeit doch überall das gleiche Grundprinzip des gegen das Wasser gerichteten Drucks steifer Platten, eines Drucks, der eine Komponente in der Richtung des Schwimmens hat, wiedererkennen. Dieser Ruderbewegung stellt sich in einigen Fällen noch eine ganz andere an die Seite, die man als Rückstoßbewegung bezeichnen kann. Allerdings steht sie nicht ohne Über

gänge da. Die Appendicularien bewegen sich vermöge schlängelnder Schwanzbewegung, also im Grunde rudernd, durch das Wasser. Unter ihnen bilden nun die Oikopleuren ein Gehäuse (Fig. 34) aus, welches den kleinen Körper in weitem Abstande umgibt. Die Schwanzschläge erzeugen innerhalb davon eine Wasserbewegung, derart, daß durch eine vordere Öffnung ein Wasserstrom ausgestoßen wird, der das ganze Gehäuse rückwärts treibt. Die Ruderbewegung selbst führt also hier zu einer Rückstoßbewegung. Die Tiere der Muschelgattung *Pecten*, zu der die bekannte Pilgermuschel (*P. jacobaeus*) gehört, sind imstande zu schwimmen. Sie öffnen zu dem Zweck ihre Schalenklappen und schlagen sie mehrfach nacheinander schnell zusammen. Das Tier wird fortgestoßen, bewegt sich jedoch nicht, wie man denken möchte, in der Richtung des Schalenschlosses, sondern entgegengesetzt, weil das Wasser an den senkrecht zur Schale saumartig ausgebreiteten und aneinandergelegten Mantelrändern Widerstand findet, oben neben dem Schloß dagegen leicht abfließt. Man kann diese Bewegung noch als eine Art Rudern, man kann sie auch betrachten als ein Ausstoßen des Wassers aus dem Innern.

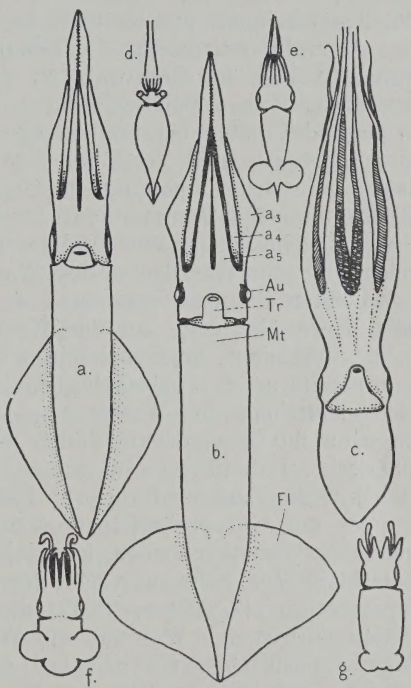


Fig. 27. Tintenfische in Schwimmstellung. *a* Arme, *Au* Auge, *Tr* Trichter, *Mt* Mantel, *Fl* Flosse. Nach Chun und Steenstrup.

Solches Wasserausstoßen zum Zweck der Fortbewegung geschieht ja auch, wie schon früher erwähnt, bei den Libellenlarven der Gattungen *Aeschna* und *Libellula*. Das Auspressen des Wassers aus dem geräumigen Enddarm gibt ihrem Körper einen Ruck nach vorwärts. Auch bei echten Nektonten, zu denen ja jene Larven nicht gehören, und bei Planktonten kommt diese Bewegung vor. Die Medusen schwimmen bekanntlich dadurch, daß sie mittels Zusammenziehungen ihrer Glocke sich ruckweise fortstoßen, wobei das Velum der Craspedoten die Zusammenfassung der auszustoßenden Wassermasse verstärkt. Viel vollkommener ist bei den Tintenfischen eine Einrichtung, die eine Bewegung derselben Art mit ganz anderen Mitteln ermöglicht. Der Mantel der Tintenfische bildet an der Unterseite des Körpers einen taschenförmigen Hohlraum, der, nach vorn ganz verschließbar, nur durch eine Röhre, den Trichter, nach außen mündet. Wird das Wasser durch diesen ausgepreßt, so erfährt der Körper die Rückstoßbewegung, die ihm zum Schwimmen dient. Er kann aber auch nach hinten umgebogen werden, um vorwärts zu treiben, oder nach den Seiten, um zu steuern (Fig. 27).

Die Lokalisation durch selbsttätige Ortsbewegung im Wasser haben wir in der Hauptsache bei den Tieren des Benthals und Nektons untersucht. Ganz ähnliche Bewegungsweisen wie beim Nekton finden wir im kleinen, wie schon angedeutet wurde, beim Plankton wieder. Manche

Bewegungsweisen sind aber bei den kleinen schwebenden Tieren doch von besonderer Art und verdienen noch eine kurze Erwähnung. Insbesondere gibt es da bei Formen, die einer Ortsbewegung im gewöhnlichen Sinne kaum fähig sind, das Vermögen, durch aktive Veränderung des spezifischen Gewichts zu steigen oder zu sinken. Das Schwebevermögen der Radiolarien beruht, wie unten gezeigt werden soll, zum Teil auf spezifisch leichten Stoffen, die einerseits in einer Gallertmasse den Körper umgeben, andererseits tröpfchenartig in Vakuolen des Protoplasmas liegen. Wenn solche Vakuolenflüssigkeit abgestoßen wird, sinkt der Körper, wenn neue ausgeschieden wird, schwebt er oder steigt. Noch auffallender kann bei den Acanthometriden durch ein feines Gerüst kontraktiler Fasern, die sich an den Skelettstäben befestigen und die Gallerte durchziehen, wenn sie sich zusammenziehen, die Gallertmasse plötzlich verringert und dadurch der Körper zum Sinken gebracht werden.

Charakteristisch für die Lokalisationsweise vieler tierischer Planktonten ist auch im Gegensatz zu den Nektonten die Ziellosigkeit ihrer Bewegung. Die Appendicularien z. B. bewegen sich in Spirallinien, Rotatorien und Ciliaten beschreiben eine schraubige Bahn. Solche Fortbewegungsweise ist wohl verständlich aus der allgemeinen Verteilung ihrer Nahrung in der Umgebung, im Gegensatz zu der der Nektonten, deren Ernährung meist bestimmt gerichtete Bewegungen verlangt.

Ganz besondere Verhältnisse zeigen die Bewegungsweisen der Tiere, welche an der Oberfläche des Wassers leben, die wir mit den entsprechenden Pflanzen zusammen als Pleuston bezeichnet haben. Daß diese Tiere überhaupt an der Wasseroberfläche verweilen können und nicht untersinken, liegt einerseits an ihrem geringen spezifischen Gewicht, andererseits an der physikalischen Beschaffenheit des sogenannten Oberflächenhäutchens des Wassers und anderen molekularen Faktoren. Für die Gewichtsverminderung dient besonders die Aufspeicherung atmosphärischer Luft in irgendwelchen geschlossenen Räumen am Körper oder auch nur die Zurückhaltung von Luftbläschen zwischen besonderen Haargruppen der Körperoberfläche. Letzteres ist oft bei Insekten der Fall und ganz Entsprechendes geschieht, wenn im dichten, unbenetzbaren Federkleid der Schwimmvögel die Luft zurückgehalten wird. Bei den Taumelkäfern (*Gyrinus*) dürfte die Luftansammlung unter den Deckflügeln mitwirken. Während die Wasservögel allein vermöge ihres geringen spezifischen Gewichts zu schwimmen vermögen, spielt bei den Insekten und anderen Kleintieren im allgemeinen die Beschaffenheit des sogenannten Wasserhäutchens eine Rolle mit. Dies „Häutchen" bildet sich auf ruhendem Wasser dadurch, daß die Moleküle des Wassers an der Grenze der Luft in anderer, und zwar festerer Weise miteinander in Verbindung treten, als im Inneren der Wassermasse. Es bildet sich so eine Oberflächenschicht, die wie eine elastische Membran auf dem Wasser ruht. An ihr hängen gewisse Tiere nach unten, andere kriechen und laufen auf ihr hin. In den vielen Fällen, wo kleine Insekten zum Zweck der Atmung sich dauernd oder vorübergehend an die Oberfläche hängen, spielt dies Häutchen ebenfalls eine bedeutende Rolle.

Unter den Organismen, welche sich an der Unterseite des Wasserhäutchens bewegen, sind vor allem die Schnecken zu nennen, welche daran entlang kriechen. Die Schleimschicht, welche ihre Sohle ausscheidet, tritt zu diesem Häutchen in Beziehung, und so wird ihnen auf eine physikalisch nicht völlig klare Weise dies Kriechen an der Oberfläche ermöglicht. Von kleinen Crustaceen laufen die Cladocere *Sca-*

pholeberis mucronata und der nicht seltene Muschelkrebs *Notodromas monacha* unterseits an der Wasseroberfläche hin, von Insekten u. a. einige kleine Hydrophiliden sowie die Larven der zur selben Familie gehörigen Wasserkäfer der Gattung *Spercheus*. Diese letzteren tragen an ihrer Unterseite eine Luftschicht, die sie leicht macht, und ihre Fußspitzen stoßen gewissermaßen gegen das Häutchen, ohne es, infolge der Adhäsion des Wassers an ihnen, durchdringen zu können.

Während hier also die Benetzbarkeit der Gliedmaßen von Bedeutung ist, verhält es sich bei denen, die auf dem Wasser laufen, gerade umgekehrt. Weil sie und ihre Haare und Borsten nicht benetzbar sind, zieht sich das Wasserhäutchen nicht an ihnen empor, sondern wird im Gegensatz dazu von ihnen etwas eingedrückt, wie man z. B. bei den gewöhnlichen Wasserläufern (*Gerris* u. a.) leicht beobachten kann. Die Enden der lang ausgespreizten Beine dieser zierlichen Wasserwanzen liegen als nadelfeine, mit Haaren dicht besetzte Stäbchen auf dem Wasser. Ähnlich verhält es sich bei manchen Käfern und bei selbst ziemlich großen Spinnen (*Dolomedes fimbriatus*), die gewandt auf dem Wasser laufen. In den Tropen gibt es sogar Heuschrecken auf der Wasseroberfläche, die vermöge langer Borsten an den Hinterbeinen recht gut zu springen vermögen. Auch die heimische Fauna hat übrigens springende Tracheaten an der Wasseroberfläche, die kleinen flügellosen Springschwänze (z. B. *Podura aquatica*), die oft scharenweise darauf vorkommen. Bei den Taumelkäfern ist die Sache etwas anders. Der flache, breite, leichte, glatte, stark ölige und daher unbenetzbare Körper ruht mit seiner ganzen Unterfläche auf dem Wasser. Über die Bewegungsweise aller dieser Tiere ist nichts eigentlich für das Wasserleben Bezeichnendes zu sagen. Sie laufen, kriechen, gleiten und springen gewissermaßen wie auf festem Grunde, wobei die Einsenkungen, welche ihre Gliedmaßen an der Wasseroberfläche erzeugen, ihnen bei der Fortbewegung einen Gegenhalt bieten. Dazu kommt noch, daß in manchen Fällen die äußersten Spitzen der Gliedmaßen benetzbar sind und so im Wasser selbst Halt finden, indem sie das Wasserhäutchen durchstoßen.

Der großen Gruppe der selbstbeweglichen Tiere steht die noch größere der nicht oder nicht wesentlich durch aktive Bewegung sich lokalisierenden Tiere und Pflanzen gegenüber. Der Fülle der Anpassungen zum Zweck der günstigen Ortsveränderung stellt sich eine nicht geringere Fülle von Einrichtungen zur Ortserhaltung an die Seite. Ruhende, d. h. in diesem Sinne ruhende Organismen, finden wir im Plankton, im Benthal und im Pleuston. Wir wollen zunächst im Zusammenhang mit dem Vorhergehenden bei den Oberflächenorganismen verweilen.

Die Tiere, von denen zuletzt die Rede war, gehörten durchweg dem Süßwasser an. In der Tat bemerkt man bei Meerestieren viel seltener eine Benutzung der Vorteile, die das Oberflächenhäutchen bietet. Ein einziges Gegenstück zu den Oberflächeninsekten des Süßwassers ist uns in Gestalt der tropischen marinen Wasserläufer (*Halobates*) bekannt. Den Springschwänzen des Süßwassers kann man vielleicht einen kleinen Copepoden (*Pontella atlantica*) mit starkem Springvermögen gegenüberstellen. Es mögen jedoch von ruhenden Tieren der Meeresoberfläche hier zunächst, gewissermaßen als überleitend, ein paar genannt sein, die zwar nicht selbsttätig beweglich sind, aber Einrichtungen besitzen, die eine passive zweckmäßige Bewegung fördern. Die sogenannten Blasenquallen (auch „portugiesisches Kriegsschiff“ genannt, Fig. 60), Röhrenquallen der. Gattung *Physalia*, treiben auf tropischen Meeren oft in großen Scharen

Es handelt sich bekanntlich um einen polymorph zusammengesetzten Tierstock, von dem das oberste Ende des Stammes als Schwimmblase über das Wasser ragt, den Organismus an der Oberfläche hält und dem Winde gestattet, ihn fortzutreiben. Daß dies Fortgetriebenwerden wirklich von biologischer Bedeutung ist, scheint daraus hervorzugehen, daß bei einer verwandten Siphonophore an Stelle der massigen, gekielten Blase ein richtiges Segel tritt. Bei ihr, der Segelqualle (*Velella spirans*, Fig. 59) erhebt sich auf einer ebenen lufthaltigen Platte senkrecht, aber merkwürdigerweise windschief der elliptischen Platte aufgesetzt, eine ebenfalls lufthaltige senkrechte Scheibe, die man nach ihrer Stellung und der Wirkung, welche der Wind darauf ausübt, als ein Segel betrachten muß, das augenscheinlich insofern den Tieren nützlich ist, als sie mit seiner Hilfe durch das Wasser hin auf immer neue Weidegründe geführt werden.

Bei anderen Tieren der Meeresoberfläche in den warmen Teilen der Ozeane findet wohl auch eine Bewegung durch den Wind statt, aber es zeigt sich keine besondere, diesem „Zweck" dienende Anpassung. Wir dürfen sie daher schon unbedingter als nicht ortsveränderliche Organismen betrachten und wollen nur noch fragen, wie sie sich an der Oberfläche halten. Bei der Röhrenqualle *Porpita* trägt das Wasser eine dicke, kreisrunde, lufterfüllte Scheibe. Die Nacktschnecken der Gattung *Glaucus* werden durch Luftgehalt im Darm, die Gehäuseschnecken der Gattung *Janthina*, nach ihrer Farbe Veilchenschnecken genannt, durch ein Schaumfloß getragen, das sie selbst ausscheiden, um daran zu hängen (Fig. 61). Der sogenannte Papiernautilus (*Argonauta argo*) ruht in seiner spiralig kahnförmigen Schale, die, übrigens nur bei den Weibchen dieses Tintenfisches, von zwei plattig verbreiterten Armen ausgeschieden wird. Koloniebildende Radiolarien (*Sphaerozoum* u. a.) halten sich vermöge des geringen spezifischen Gewichts der schleimigen Hülle, in die sie zu vielen gemeinsam eingeschlossen sind, und durch Vakuolen an der Oberfläche (Fig. 28).

Es gibt auch eine Art der sogenannten Entenmuscheln oder Langhalsen, *Lepas fascicularis*, welche einen von Lufträumen durchsetzten kugeligen, knorpeligen Schwimmkörper bilden kann, an dem oft mehrere Tiere zusammen sitzen. Aber die große Mehrzahl der Tiere dieser Gattung lebt an Triftkörpern, wie Treibholz, treibenden Flaschen, Tangen usw. Überhaupt gibt es eine ganze Anzahl Organismen, die an der Meeresoberfläche oder dicht darunter leben, nicht weil sie schwimmfähig wären, sondern weil sie imstande sind, sich an schwimmenden Körpern festzusetzen. Sie gehen uns hier nichts an. Beachtung verdienen jedoch gewisse Tange, Fucaceen und Laminariaceen, die mit Schwimmblasen versehen sind. An den Küsten, wo sie wachsen, heben diese Blasen die Pflanze empor und bewirken z. B. bei *Fucus vesiculosus*, dem Blasentang (Fig. 66), daß zum wenigsten bei gewissen Wasserständen der Thallus an der Oberfläche flutet. Werden diese Tange losgerissen, so treiben sie oft lange an der Oberfläche hin, noch mehr oder weniger weiterlebend. Sie sind außer Medusen die einzigen lebenden Wesen, welche man in den nördlichen Meeren so an der Oberfläche treibend sieht. Auf der südlichen Halbkugel bevölkern die losgerissenen Blätter der riesigen Macrocystistange die Meeresfläche. Inmitten des atlantischen Ozeans, zwischen den westindischen Inseln und den Azoren treiben Tange der Gattung *Sargassum* (Fig. 53) in solchen Massen, daß man dies Meer, die Sargassosee, nach ihnen benannt hat. Sie halten sich vermöge kleiner kugeliger Blasen nahe der Oberfläche. Hier scheint es sich nicht, wie man meist annimmt, um losgerissene, verschleppte Uferorganismen, sondern

um echt pleustonische Pflanzen, deren natürlicher „Standort“ die Oberfläche des Meeres ist, zu handeln.

Im Süßwasser ist das Oberflächenleben der Pflanzen bekanntlich sehr reich entwickelt. Es bildet eine so besonders ausgeprägte Erscheinung, daß hier zuerst das Bedürfnis, eine besondere Lebensgemeinschaft der Oberfläche zu unterscheiden, sich aufdrängte. In bezug auf die Lokalisationsweise ist jedoch hier nur wenig zu sagen, weil alle diese Pflanzen in gleicher und einfacher Weise ihr Dasein an der Wasseroberfläche ermöglichen. Unter denen, welche auf einem reich bewachsenen Teich oder Graben die Oberfläche mit ihren Blättern bedecken, gibt es völlig freie neben solchen, die im Boden wurzeln. Zu jenen, den weniger zahlreichen, gehören die Wasserlinsen (*Lemna*). Alle Schwimmblätter der Wasserpflanzen schwimmen in der Hauptsache aus demselben einfachen Grunde, weil sie nämlich große, lufterfüllte Interzellularräume enthalten. Unterstützend wirkt bei den Wasserrosenblättern der Besitz eines wachsartigen Überzuges, der sie unbenetzbar macht, bei den Blättern der riesigen *Victoria regia* die Ausbildung eines aufgerichteten Schutzrandes mit. Für die, welche im Boden wurzeln, muß als wichtiges Mittel zur Erreichung der Lokalisation ihrer Blätter an der Oberfläche noch hervorgehoben werden die Neigung, sehr lange Blattstiele zu bilden. Diese Erscheinung dürfte, wie gesagt, eine Folge des Wachsens im Schatten sein, das ja auch bei Landpflanzen zur Bildung von Langtrieben führt. Die Berührung mit der Luft bringt dies Wachsen, das manchmal mehrere Meter lange Stiele erzeugt, zum Stillstand. Sehr merkwürdig ist das pleustonische Auftreten der Wasseraloë oder Krebsschere (*Stratiotes aloides*), die, zunächst im Boden wurzelnd, zur Blütezeit emporsteigt und mit ihren Blattspitzen und Blüten das Wasser überragt, eine ortsbewegliche phanerogame Pflanze.

Gleichzeitig dem Boden und der Oberfläche angehörig, leiten uns die letztgenannten Pflanzen zu einer Lokalisationsweise ganz anderer Art über, nämlich der des „sessilen Benthals“, der bodengebundenen Tiere und Pflanzen. Man wird leicht geneigt sein, die Bodengebundenheit als eine den höheren Pflanzen eigentümliche Eigenschaft anzusehen, auf die es keinen Einfluß hat, ob diese Pflanzen in Luft oder Wasser leben. Aber die festsitzende Lebensweise ist im Wasser ganz anders begründet als auf dem Lande. Hier ist sie wesentlich aus Gründen der Ernährung notwendig, dort fallen diese Gründe weg. Wenn sie trotzdem stattfindet, so müssen andere Ursachen vorliegen, z. B. Schutz gegen das Fortgerissenwerden durch die Strömung und Schutz gegen das Hinabsinken in lichtarme oder lichtlose Tiefen. Wären solche Gefahren nicht vorhanden, so wäre die Notwendigkeit der Befestigung nicht einzusehen, wie sie denn auch tatsächlich vielfach fehlt. Wenn Wasserpflanzen festsitzend leben, so liegt das jedenfalls in den Bedingungen der Umgebung und vielfach unzweifelhaft in den hydrischen Bedingungen begründet. Übrigens ist es in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß gewissermaßen auch das Festsitzen der Landpflanzen hydrisch bedingt ist. Es kommt ja dabei hauptsächlich darauf an, daß die Wurzel von Wasser umgeben ist. So handelt es sich beim Festsitzen im Grunde eigentlich nicht so sehr um einen Unterschied zwischen den Typen Tier und Pflanze, als vielmehr um einen solchen zwischen hydrobiotischen und nicht hydrobiotischen Organismen.

Betrachten wir nun den Vorgang oder den Zustand der Befestigung als solchen, ähnlich wie die anderen Lokalisationsvorgänge, Schwimmen

oder Schweben im Wasser oder an seiner Oberfläche, so werden wir im Gegensatz zu denen im allgemeinen keine Anpassungen an das Leben im Wasser dabei bemerken. Das Festsitzen ist eben ausschließlich eine Beziehung zum festen Untergrunde, bei dem die Beschaffenheit des Mediums höchstens gelegentlich nebenbei einen Einfluß mit ausübt. Sowohl das Wurzeln im weichen Grunde wie die Anheftung an festem Substrat mit Hilfe irgendwelcher erhärtender Klebe-, Kitt- oder Skelettsubstanzen, ferner das Einbohren in feste Körper sind auch in der Luft möglich. Man wird hier kaum Vorgänge finden, die nicht irgendwo im Leben der Tiere und Pflanzen in der Luft ihr Gegenstück hätten.

Wie aber schon erwähnt wurde, kann die Notwendigkeit der Befestigung im Wasser durch die ungleich größere Gewalt, welche dies Medium im Zustande der Bewegung auf die Körper in ihm ausübt, bedingt sein. Das strömende Wasser der Bergbäche und der scharfe Wellenschlag der Brandung an felsigen Küsten sind es hauptsächlich, die Tiere und Pflanzen zur Befestigung zwingen. In der Tat ist diese Befestigung in solchen Fällen dann oft eine außerordentlich starke. So kann man z. B. an der umbrandeten Küste von Helgoland beobachten, wie das Gestein von den Wellen zerstört wird, die starken Haftwurzeln der Laminarien aber unverletzt bleiben und das Gesteinsstück, an dem sie sitzen, so festhalten, daß es lange mit ihnen zusammen, nachdem es aus dem festen Felsverbande herausgerissen ist, umhergerollt wird. Auch bei Tieren bemerkt man in solchen Fällen oft erstaunlich starke Befestigung. Wir werden darauf noch zurückkommen, wenn wir von den durch das Wasser bedingten Schutzeinrichtungen der Organismen sprechen werden. Überhaupt werden wir bemerken, daß die festsitzende Lebensweise eine ganze Reihe *Folgen* für die übrigen Lebensäußerungen der Tiere, wie z. B. ihre Skelettbildung, ihre Ernährung, ihre Fortpflanzung, ihr Verhalten zu Gefahren, mit sich bringt, die in hohem Grade durch das Wasser bedingt sind und Anpassungen an das Wasser hervorgerufen haben. Es ist weniger das Festsitzen als solches, es sind vielmehr die daraus folgenden Organisationsverhältnisse, welche hydrisch bedingt sind.

Wohl aber — und das muß hier noch hervorgehoben werden — erklärt es sich aus den besonderen Lebensbedingungen des Wassers, daß in ihm allein, im Gegensatz zu der Luft, eine festsitzende Lebensweise der Tiere überhaupt *möglich* ist. In der Tat finden wir auf dem Lande keine im strengen Sinne festsitzenden Tiere. Denn abgesehen von den Innenparasiten, die eigentlich überhaupt keinem von den beiden Medien angehören, sitzen Landtiere immer nur vorübergehend, meist auf jugendlichen Entwicklungsstufen fest. Das Wasser aber enthält viele, die nur in einem kurzen Larvenleben frei sind, bald aber für immer sich ansiedeln. Wie ist das möglich? Warum vermögen Tiere im Wasser festsitzend zu leben? Augenscheinlich aus Gründen der Ernährung. Bewegung stellt sich auf dem Lande besonders als Mittel des Nahrungserwerbes dar. Die Landpflanzen bedürfen der Bewegung nicht, weil sie aus der Erde und der Luft ihre Nahrung ziehen, weil die umgebenden, in dauernder Bewegung befindlichen „Flüssigkeiten“ sie unablässig versorgen. Ganz so wie diesen geht es aber im Wasser den festsitzenden Tieren. Weil im Wasser Plankton möglich ist, so sind auch festsitzende Tiere möglich. Beide stehen in unablässigem engem Zusammenhang. Und das Plankton liefert ihnen nicht nur die Nahrung, auch ihre Fortpflanzung und frühe Entwicklung geschieht zumeist planktonisch. An das Plankton geben sie ihre Eier oder Larven ab, aus dem Plankton

stammen die Keime der neuen Ansiedler. So ist das Leben der festsitzenden Tiere mittelbar ganz unbedingt an die Lebensbedingungen, die das Wasser und nur das Wasser bietet, gebunden.

Man kann als nicht ortsveränderliche Organismen solche bezeichnen, bei denen die der Lokalisation dienenden Einrichtungen wesentlich derart sind, daß sie den Körper an seinem Ort erhalten, nicht oder nur in unwesentlichem Maße derart, daß sie ihn an einen neuen, dem Leben günstigeren Ort befördern. In diesem Sinne müssen wir auch das Plankton in diesen Zusammenhang hineinziehen, denn jeder einzelne Planktont ist ja trotz seiner freien Lage in dem ewig beweglichen Wasser selbst nicht imstande, seinen Platz zu verändern. Er wird nur mit und in der Wassermasse, die ihn umgibt, fortgetrieben, fortgerissen, fortgetragen, um so passiver, je vollkommener er eben Planktont ist. Die meisten dieser Planktonten sind ja klein, und selbst wenn sie der Bewegung fähig sind, so ist doch ihr Bewegungsradius sehr kurz. Für einen kleinen Flagellaten kann man z. B. annehmen, daß sich seine ganze selbsttätige Ortveränderung auf einen Raum von höchstens 25 cm Durchmesser beschränkt. Denkt man sich ein Liter Wasser mit seinem Plankton innerhalb einer größeren Wassermasse mit allen den Umgestaltungen seiner Form, die es im Laufe der Zeit erleidet, während das Wasser sich bewegt, so wird das Plankton, insbesondere das pflanzliche und das tierische Kleinplankton, in ihm im wesentlichen doch dauernd das gleiche bleiben. Also daß das Plankton imstande ist, mitten im freien Wasser zu bleiben, wo es ist, das ist hier das Wesentliche. Auf Ortserhaltung muß es eingerichtet sein. Die Lokalisationsanpassungen des Planktons gehen daher alle auf das Schweben hinaus, d. h. sie sind im wesentlichen derart, daß sie ein Hinabsinken unter dem Einfluß der Schwerkraft nach Möglichkeit verhindern.

Wie wird nun dies Nichtsinken erreicht? Diese einfache Frage hat eine Fülle von Antworten erhalten. Aber so verschiedenartig auch die Bauverhältnisse der Planktonten, so mannigfaltig die Mittel des Schwebens sind, physikalisch handelt es sich doch immer nur um einige wenige Faktoren, von denen das Schweben abhängt, und die in einem ganz bestimmten Verhältnis zueinander stehen. Man hat versucht, dies Verhältnis in einer Art Formel auszudrücken, welche lautet:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{Innere Reibung.}}$$

Wenn ein Körper im Wasser schweben soll, so muß seine Sinkgeschwindigkeit sich möglichst dem Nullwert nähern, muß ein Minimum werden. Nun sinkt er um so schneller, je größer sein Übergewicht gegenüber dem Wasser ist, um so langsamer, je größer sein Formwiderstand ist, d. h. der Widerstand, den er vermöge der Reibung an den Wasserteilen beim Sinken erleidet. Der dritte Faktor, die innere Reibung des Wassers, kann durch die Gestaltung der Organismen nicht verändert werden und kommt daher für uns gegenwärtig nicht in Betracht. Die Mittel, durch welche die Schwebfähigkeit eines Körpers erhöht werden kann, sind also in der Hauptsache zwei, Verringerung seines Übergewichts über das Wasser und Vermehrung seines Formwiderstands.

Mag diese Betrachtung vielleicht allzu schematisch sein, mag die mathematische Auswertbarkeit der obigen Formel auch unausführbar bleiben, so drückt sie doch die Abhängigkeit von den Hauptfaktoren insofern unzweifelhaft richtig aus, als sie angibt, wie die in Betracht

kommenden Werte miteinander fallen oder steigen. Wenn wir nun morphologische Eigentümlichkeiten an Planktonten beobachten, durch die ihr spezifisches Gewicht möglichst dem des Wassers angenähert wird, oder durch die ihre Oberfläche, ihre Reibungsfläche vergrößert wird, so kann eine Anpassung mit dem „Zweck", die Sinkgeschwindigkeit auf ein Minimum herabzudrücken, vorliegen. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß sie nicht vorliegen muß. Es können Bildungen, die in diesem Sinne nützlich sind, auch aus ganz anderen Ursachen entstanden sein. Wir müssen darauf gefaßt sein, daß sich manche „Anpassungen" einmal als Illusionen erweisen können.

Unter den Mitteln, das Übergewicht herabzudrücken, ist eines der verbreitetsten das der Gallertbildung und der in ihrer biologischen Wirkung nahe verwandten Ausscheidung von Schleimmassen. Bei gallertigen Cölenteraten und Tunikaten beträgt die feste Substanz des Körpers etwa 2—4 % der Gesamtmasse, alles andere ist Wasser, und so muß auch das spezifische Gewicht ein dem des Wassers nahezu gleiches

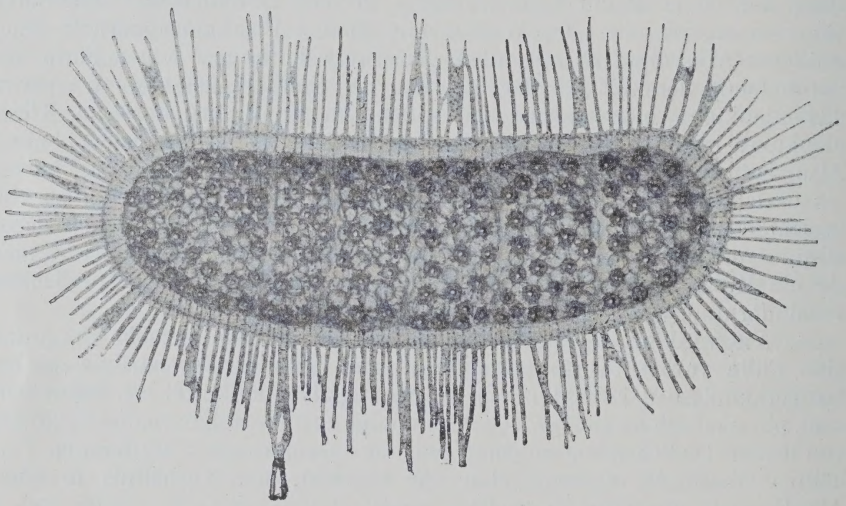


Fig. 28. *Collozoum inerme*, kleine Kolonie, stark vergrößert. Nach Doflein.

sein. Als bekanntestes Beispiel mag dafür der Froschlaich dienen, obwohl er nicht im strengsten Sinne planktonisch ist. Die Eihülle ist bei ihm mächtig gallertig aufgetrieben, und dadurch wird das spezifische Gewicht des Laiches ganz nahe dem des Wassers gebracht. Beim Grasfrosch (*Rana temporaria*) ist es eine Kleinigkeit geringer, so daß der Laich an der Oberfläche, doch so gut wie gar nicht hervorragend, schwebt, beim Wasserfrosch (*R. esculenta*) eine Kleinigkeit größer, so daß die Eier auf den Grund sinken müssen. Von echten Planktonten mögen aus dem Süßwasser die Gallertkugeln der koloniebildenden Flagellaten *Eudorina* und *Volvox*, von Cyanophyceen *Clathrocystis* und *Nostoc* genannt sein. Auch grüne Algen ohne Geißeln findet man in Gallerthüllen schwebend, wie z. B. *Tetraspora*. Im Meere sind viele der bekanntesten Planktonten gallertig aufgequollen. Es sei an die Salpen und Feuerwalzen (*Pyrosoma*), an alle Arten Quallen mit Einschluß der Röhrenquallen (*Siphonophora*) und Rippenquallen (*Ctenophora*) erinnert. Von Protozoen sind die Radiolarien, besonders die koloniebildenden (*Collozoum*

[Fig. 28]), auch Foraminiferen (*Globigerina*), von Pflanzen die Chrysomonadine *Phaeocystis poucheti* der nordischen Meere hervorzuheben.

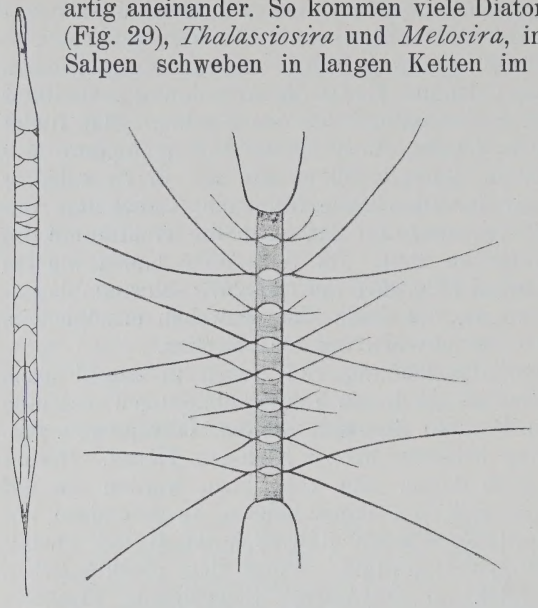
Ein zweites und noch wirksameres Mittel ist uns gewissermaßen schon von den Nektonten her bekannt. Es ist die Ausbildung gashaltiger Hohlräume, entsprechend der Schwimmblase bei den Fischen. Man findet sie bei den Planktonten nicht häufig, doch ist die Pneumatophore der Siphonophoren hier zu nennen, jenes Gebilde, das uns in riesenhafter Ausbildung schon als der auf der Oberfläche treibende Gasbehälter von *Physalia* bekannt geworden ist, und auf das auch die Hohlräume im Segel von *Velella* zurückzuführen sind. Im Süßwasser haben wir bei den Larven (Fig. 95) und Puppen (Fig. 25) von *Corethra* schwimmblasenartige Teile des Tracheensystems, die ihnen das Schweben ermöglichen. Es gibt auch planktonische Cyanophyceen mit Gasbläschen.

Nahe verwandt ist der Ausscheidung von Gasen in geschlossene Hohlräume des Körpers hinein, wie sie diesen Vakuolenbildungen zugrunde liegt, die Ausscheidung von leichten flüssigen Stoffen, Öltropfen u. dgl. Wir finden sie von niedersten Pflanzen bis zu höchsten Tieren. Besonders sind die Diatomeen reich daran, und von ihnen werden sie auf manche Tiere übertragen, die sich von ihnen nähren, insbesondere auf Copepoden. Ein Teil der Siphonophoren (Calycophoriden) hat anstatt der Gasvakuole einen ölhaltigen Hohlraum. Unter den planktonischen Würmern ist *Tomopteris* reich an Öltropfen. Schwebende Fischeier können ebenfalls einen Öltropfen enthalten. Bei Radiolarien enthalten die Vakuolen Seewasser von herabgesetztem Salzgehalt.

Zu allen diesen Mitteln der Erleichterung kommt noch eine Gruppe von gewissermaßen negativen Merkmalen, von Einrichtungen, die man nicht sieht, von Gewichtsherabsetzungen, die sich am einzelnen Individuum nicht mehr beobachten lassen, die in der Stammesgeschichte stattgefunden haben und nur darin zum Ausdruck kommen, daß etwas fehlt. Das was mehr oder weniger verloren zu gehen pflegt, ist das Skelett, also der im allgemeinen gewichtigste Bestandteil des Körpers. Skelettschwund tritt besonders bei pelagischen Mollusken hervor, wie ja Pteropoden und Heteropoden nur mit kleinen, zarten, dünnen Schalen versehen oder ganz schalenlos geworden sind. Ähnlich verhalten sich viele Cephalopoden der Hochsee, bei denen die Schale, der Schulp, zu einem dünnhäutigen, elastischen, kalkfreien Blatte umgebildet ist. Ohne Zweifel hat bei den Mollusken aus verschiedenen Ursachen Skelettschwund stattgefunden; hier darf man wohl mit gutem Grunde eine Anpassung des spezifischen Gewichts annehmen.

Betrachten wir nun die andere Seite unseres Anpassungsproblems, den Nenner in der rechten Seite der Formel, die Frage, wie diesem Nenner möglichst hohe Werte zuerteilt werden, wie der Formwiderstand der Planktonten erhöht wird, so finden wir eine vielleicht noch größere Mannigfaltigkeit von Einzelerscheinungen, aber eine ebenso große Einheitlichkeit des Prinzips. Es handelt sich um eine möglichste Oberflächenvergrößerung, möglichste Erhöhung der Reibungsfläche des im Wasser sinkenden Körpers. Die Kugel hat von allen Körpern die kleinste Oberfläche, daher müssen sich die Gestalten hier möglichst von der bei niedersten Organismen sonst besonders häufig auftretenden Kugelform entfernen. Die Gesamtgestalt wird gern stab-, band- oder kettenartig. Unter den Diatomeen seien die langen stabförmigen Rhizosolenien (Fig. 29) genannt, von Tieren die Pfeilwürmer und der Venusgürtel (*Cestus veneris*). Oft hängen sich die Individuen einzelliger Organismen ketten-

artig aneinander. So kommen viele Diatomeen, wie etwa *Chaetoceras* (Fig. 29), *Thalassiosira* und *Melosira*, in bandartigen Kolonien vor. Salpen schweben in langen Ketten im Wasser. Wie die Längsstreckung, so ist auch die Flächenausdehnung des Körpers in diesem Sinne nützlich (Fig. 32).



a *b*

Fig. 29. Planktondiatomeen des Meeres. *a Rhizosolenia* spec., *b Chaetoceras* spec. Nach Gran.

Oft ist es nicht der ganze Körper, der sich gleichmäßig streckt und dehnt, sondern gewisse äußere Teile verlängern und verbreitern sich, und derartige Beispiele leiten dann über zu den bei weitem verbreitetsten Fällen, in denen Anhänge des Körpers außerordentlich langgestreckt sind, oder solche Anhänge sich, im Unterschiede von den Verhältnissen bei verwandten Bodenorganismen, erst besonders ausgebildet haben. Die Fülle der Beispiele ist eine außerordentlich große. Bei Diatomeen haben wir flachgebaute, die einen breiten Saum um den Körper tragen, viele Arten mit langen Borsten, wie z. B. die zahlreichen zierlichen *Chaetoceras* (Fig. 29), bei Peridineen die langen Fortsätze an den drei Ecken des Körpers in der Gattung *Ceratium* (Fig. 80 u. 99), die noch komplizierte Anhänge bilden können, fallschirmartige Hautauswüchse und anderes. Bei Coccolithophoriden können die sonst plat-

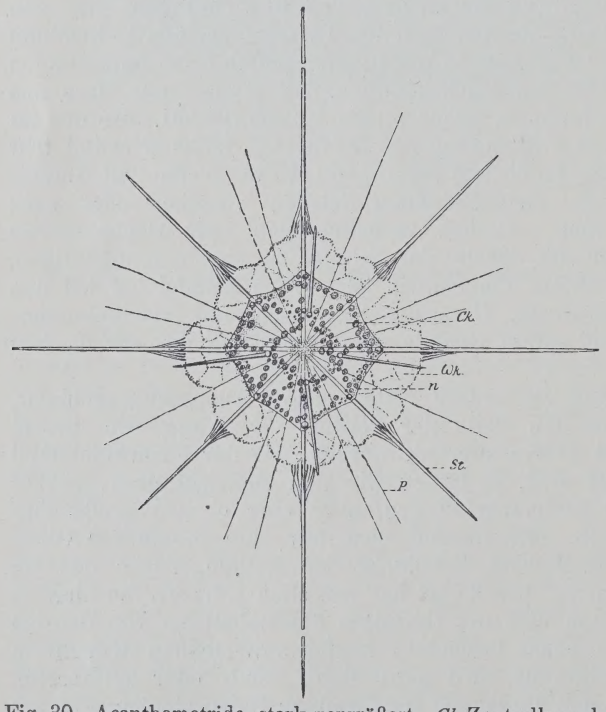


Fig. 30. Acanthometride, stark vergrößert. *Ck* Zentralkapsel, *n* Kern, *P* Pseudopodien, *St* Stacheln, *Wk* Gallerte. Nach R. Hertwig.

tigen Skelettkörperchen zu hervorragenden Stäben und Borsten oder zu schirmartigen Gebilden werden. Bei vielen Radiolarien wirken als Schwebeorgane die sparrigen Skelette (Fig. 30), deren einzelne Stäbe bisweilen (Acanthometriden) so genau auf die Erzeugung eines Maximums der Reibung eingestellt zu sein scheinen, als wäre der ganze Skelettbau nur eigens nach diesem Prinzip konstruiert (Müllersches Gesetz der Strahlenstellung). Unter den Foraminiferen ist oft die für das ozeanische Plankton so bezeichnende *Globigerina* hervorgehoben, bei der (Fig. 31) ein Wald langer Kalkstacheln die den Körper einschließenden Schalenkammern bedeckt. Es dürfte sich aber da, ebenso wie bei den Radiolarien, zugleich auch um einen Tragapparat für Gallertmassen handeln.

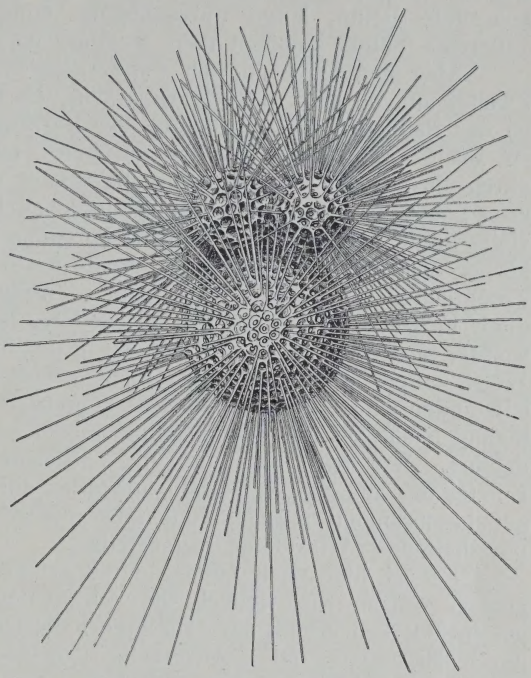


Fig. 31. *Globigerina bulloides*, Skelett. Aus Ziegler.

Unter den höheren Tieren sind im Süßwasser manche Rotatorien (*Triarthra, Polyarthra*), im Meere die Larven mancher Echinodermen (Pluteus) neben allerlei anderen vereinzelten Formen zu erwähnen, vor allem aber bietet sich eine Fülle von solchen Tieren mit sparrigen Fortsätzen bei den Crustaceen dar. Zuweilen beobachtet man flächenartige Ausbreitung des Rückenpanzers mit seinen Schalenduplikaturen bei Stomatopoden- und Dekapodenlarven (Fig. 32). Die Skelettplatten oder der Rückenpanzer können lange, oft verzweigte Fortsätze haben. Durch oft riesige nach vorn und hinten gerichtete Stacheln sind die Zoëalarven der Dekapoden ausgezeichnet, wie überhaupt spießförmige Fortsätze in der Hauptebene des Körpers nicht selten sind.

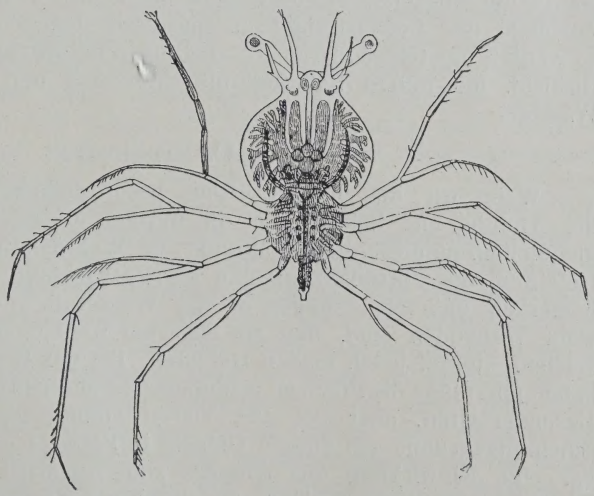


Fig. 32. Phyllosomalarve eines Palinuriden. Aus Boas.

Ganz besonders sind es schließlich die Gliedmaßen der Krebse, die entweder selbst sehr verlängert sind oder lange und oft dichtstehende Borsten tragen. Riesige Antennen bei Copepoden und Cladoceren, sparrig ausgebreitete Beine, lange Furcaanhänge kommen vielfach vor. In den äußersten Fällen kommen ganz wunderliche Gestalten zustande.

Aber gerade bei diesen wunderlichsten tauchen dann doch wieder Zweifel auf, ob hier wirklich Anpassung die treibende Kraft gewesen ist, ob das Bedürfnis nach Erhöhung des Formwiderstandes diese Bildungen zu solchen äußersten Werten gesteigert hat. Denn daß diese Tiere durch ihre Gestalt so besonders bevorzugt wären, läßt sich weder aus ihrer Lebensweise noch aus ihrer Häufigkeit schließen. Andererseits spricht vieles dafür, daß lange „zwecklose" Fortsätze sich am Tier- und Pflanzenkörper nicht selten bilden, zumal wenn die betreffenden Körperteile nicht wesentlich durch die Lebenstätigkeit in Anspruch genommen sind. Daß diese Fortsätze das Schweben erleichtern, läßt sich experimentell nachweisen, auch wohl, daß die Tiere sie in der für das Schweben günstigsten Weise halten. Damit ist jedoch nicht bewiesen, daß sie für das Schweben entstanden sind. Derartige Bedenken werden sich aber bei näherer Überlegung leicht auf die Schwebeanpassungen von aller möglichen Art ausdehnen. Man wird also nur mit Vorbehalt hier Erklärungen für ihre Entstehung aus Zweckursachen aufstellen dürfen und sich möglichst darauf beschränken müssen, die tatsächlichen Bauverhältnisse und ihre physikalischen Wirkungen festzustellen.

Es sei hier noch einmal daran erinnert, daß oben (S. 42) bereits gezeigt wurde, wie vielfach die Schwebefähigkeit verändert, die Sinkgeschwindigkeit erhöht oder verringert werden kann, z. B. bei Radiolarien durch Erzeugung oder Abstoßung spezifisch leichter Substanzen, bei Metazoen durch Ausstrecken und Einziehen oder Einschlagen von Körperfortsätzen.

Wir haben hiermit alle größeren Erscheinungsgruppen aus dem Bereich der Lokalisierung der Organismen besprochen. Fragen wir, das Ganze überblickend, welche Eigenschaften des Wassers die Vorgänge und Zustände der Lokalisierung in spezifisch hydrischer Weise bestimmen, so werden uns folgende vier als wichtigste entgegentreten: Das spezifische Gewicht, die innere Reibung, die Bewegung und die Feuchtigkeit des Wassers.

C. Ernährung.

Wenn wir den beiden bisher besprochenenen Lebensbedürfnissen, der Atmung und Lokalisation, die übrigen allgemein verbreiteten gegenüberstellen, nämlich die Ernährung, die Wahrnehmung, den Schutz gegen Gefahren, die Fortpflanzung und die Entwicklung, so werden wir alsbald bemerken, daß Anpassungen an das Wasser in allen diesen Beziehungen wohl vorhanden sind, daß sie aber bei weitem keine so wichtige Rolle spielen, wie auf jenen beiden Gebieten. Bei der Ernährung im besonderen haben allerdings die Pflanzen grundlegende und ganz allgemein herrschende Besonderheiten, aber bei den Tieren kommt eigentlich nur eine Erscheinungsgruppe aus diesem Gebiete in Frage, die nicht einmal unmittelbar eine Einwirkung des Wassers zum Ausdruck bringt, sondern nur mittelbar eine Weiterwirkung der durch die eigentümlichen Lokalisationsverhältnisse geschaffenen besonderen Zustände.

Den Wasserpflanzen ist zunächst ganz allgemein eigentümlich, daß als Aufnahmeorgan für die Nährsalze der Thallus bzw. die Blätter dienen,

nicht, oder doch nur nebenbei, die Wurzeln, sofern solche vorhanden sind. Das umgebende Medium, welches den Luftpflanzen von Nährstoffen nur die Kohlensäure zu liefern vermag, liefert hier alles. Wie bei Landpflanzen die Oberfläche der Wurzeln, so nimmt hier die Blattoberfläche die im Wasser gelöste Nahrung auf und führt sie dem Pflanzenkörper zu. Das ist eine den ursprünglichen Wasserpflanzen, den Algen, von vornherein eigentümliche Ernährungsweise, die von den später vom Landleben ins Wasser zurückgekehrten Phanerogamen wieder aufgenommen worden ist.

Eine zweite Anpassung liegt wahrscheinlich in den Farben der Algen vor. Unter Wasser nimmt schnell nicht nur die Lichtintensität ab, sondern auch die Art des Lichtes ändert sich, da die verschiedenen Strahlensorten verschieden stark absorbiert werden. Das Licht in der Tiefe ist für Grünalgen bald sehr ungünstig, während Braun- und besonders Rotalgen durch ihre andersartigen Blattfarbstoffe besser geeignet sind, die Lichtsorten jener Schattenwelt auszunutzen. Da die Tiefenverbreitung der Grün-, Braun- und Rotalgen bis zu einem gewissen Grade diesen Verhältnissen entspricht, d. h. insbesondere die grünen die Oberflächennähe, die roten größere Tiefen bewohnen, und die braunen einigermaßen die Mitte halten — obwohl allerdings viele Ausnahmen vorkommen —, so darf man hier wohl Anpassung annehmen.

Die tierische Ernährung im Wasser bekommt besonders dadurch einen ganz eigenartigen Zug, daß das Plankton als Nahrungsquelle eine grundlegende Bedeutung hat. Wir haben schon erwähnt, daß nur dadurch seßhaftes Leben im Wasser überhaupt möglich wird, doch ist die planktonische Nahrung auch für schwimmende und frei am Boden lebende Tiere von Bedeutung, nicht zum wenigsten für größere Planktontiere selbst. Es ist übrigens nicht das Plankton allein, sondern alles Schwebende überhaupt, sofern es Nährstoffe enthält. In den östlichen dänischen Gewässern, insbesondere im Kattegat, muß das Seegras (*Zostera*) als Hauptnahrungsquelle der Bodentiere gelten, doch nicht etwa so wie das Gras der Wiesen für weidende Landtiere, sondern in einer nur im Wasser möglichen Weise. Die losgerissenen absterbenden, hin- und hergeworfenen, zerfallenden und schließlich ganz fein zerriebenen Blätter dieser Pflanzen bilden einen das Wasser erfüllenden Detritus, der überall hingeführt und überall von Tieren ausgenutzt wird. Detritus gibt es überall, zumal auch im Süßwasser und den Küstengewässern. Er wird überall wahllos mit dem Plankton aufgenommen. Ähnlich dem Plankton und Detritus ermöglichen auch kleine Nektonten und viele halb nektonisch lebende Bodentiere spezifisch hydrische Ernährungsweisen.

Diesen besonderen Verhältnissen entsprechend finden wir nun im Wasser besondere Organe der Nahrungsaufnahme. Sie sind im wesentlichen nach zwei verschiedenen, doch nicht ganz der Zwischenformen entbehrenden Weisen gebaut. Bei den einen, den Sedimentierorganen, handelt es sich um die Ausnutzung einer Strömung, sei es einer selbsterzeugten oder einer im Wasser vorhandenen, meist durch netz- oder siebartige Vorrichtungen, welche den Zweck haben, viele kleinste fein verteilte Körperchen zusammenzubringen, niederzuschlagen und der Mundöffnung zuzuführen. Bei den anderen, den Tastfangorganen kommt es auf das Finden und Ergreifen der Beute mit Tentakeln an, die dem selbsttätig schwimmenden Planktonten oder Nektonten in den Weg gestellt werden.

Von Beispielen der ersten Art ist das bekannteste das Ernährungsorgan der Bartenwale (*Mystacoceti*). Die blattförmigen Barten hängen

beiderseits von der Gaumenfläche in zum Rande der Mundspalte senkrechten Ebenen herab, dicht gedrängt wie die Blätter eines Buches und nach innen in zahlreiche Hornfäden aufgelöst, die ein dichtes Netzwerk bilden. Durch das aufgesperrte Maul, dessen Rauminhalt durch Ausdehnung der längsgefurchten Kehle bei den Furchenwalen noch beträchtlich vergrößert werden kann, wird Wasser aufgenommen, seitwärts zwischen den Barten hindurch wird es wieder ausgepreßt, wobei das Plankton zurückgehalten wird. Dieser Seihapparat, jederseits aus Hunderten von Platten bestehend, erreicht seine größten Maße bei dem fast ausgestorbenen Grönlandwal (*Balaena mysticetus*), wo die Barten bis über 2,5 m lang werden. Ein zweites merkwürdiges Beispiel ist der Ernährungsapparat der Spongien. Die Nährstoffe, durch die Poren der Körperoberfläche eindringend, werden durch die Geißelkammern im Inneren des Kanalsystems ausgesondert, worauf das ausgenutzte Wasser durch abführende Kanäle den Körper wieder verläßt. Im Inneren der Geißelkammern werden die Nahrungskörper von den einzelnen Kragengeißelzellen aus dem Wasserstrom herausgefangen.

In vieler Hinsicht ähnlich sind die Vorgänge bei den Ascidien. Die mit dem Wasser einströmende Nahrung wird hier durch den Kiemenkorb im Vorderteil des Darms ausgesondert. Schleimfetzen, welche vom Endostyl ausgehen, durchziehen den Kiemenkorb und fangen die Nahrungsteilchen auf, die mit ihrer Schleimhülle dann weiter längs der Wimperrinne nach der dorsalen Epibranchialrinne und schließlich dem Eingange des Ösophagus zugeführt werden.

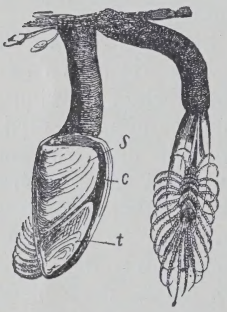


Fig. 33. *Lepas anatifera.* Nach R. Hertwig.

Bei vielen, besonders auch festsitzenden Tieren kann der Seihapparat aktiv bewegt werden. So ist es bei den Cirripedien. Ihre Rankenfüße bilden mit den fiedrig angeordneten Seitenfortsätzen, die sich im ausgebreiteten Zustande mit den benachbarten überkreuzen, ein Netz, das gleich wie ein Kätscher verwendet und in unablässig wiederholter Bewegung durch das Wasser geschlagen wird, um Plankton zu fangen (Fig. 33). Hier fehlt also die Strömung. Statt dessen wird der Seihapparat gegen das ruhende Wasser bewegt. Ähnliche Einrichtungen sind bei anderen niederen Krebsen, Copepoden, Cladoceren, bei Krebslarven, bei Mückenlarven usw. zu finden.

In wieder anderen Fällen ist das Seihgerät nicht ein Körperteil, sondern ein vom Körper ausgeschiedenes oder außerhalb des Körpers gebautes Netzgebilde. Die Appendikularien besitzen rechts und links hinter der Mundöffnung zwei Drüsen, welche einen feinen Reusenapparat ausscheiden, dem durch wellenförmige Schwanzbewegungen unablässig Wasser zur Aussiebung zugeführt wird. Das so gewonnene Sediment wird vom Munde aufgesogen. Nach wenigen Stunden ist das Sieb verstopft und unbrauchbar. Es wird abgeworfen und alsbald durch ein neues ersetzt (Fig. 34).

Fangnetze, die echte tierische Bauwerke, ähnlich denen der Spinnen sind, werden von manchen Phryganidenlarven (*Polycentropus sp.*, *Hydropsyche sp.* u. a.) erzeugt, die dabei die Strömung des fließenden Wassers ausnutzen. Sie bauen eine mehr oder weniger vollkommene Kammer, die in ihrer Wand ein aus feinen Spinnfäden gebildetes Sieb besitzt, so aufgestellt, daß das Wasser hindurchströmen muß. Das Tier selbst sitzt

seitwärts daneben oder darunter in einem röhrenförmigen Gehäuse und fährt von Zeit zu Zeit mit seinen Vordergliedmaßen über das Netz hin, um das Ergebnis des Fanges einzuheimsen.

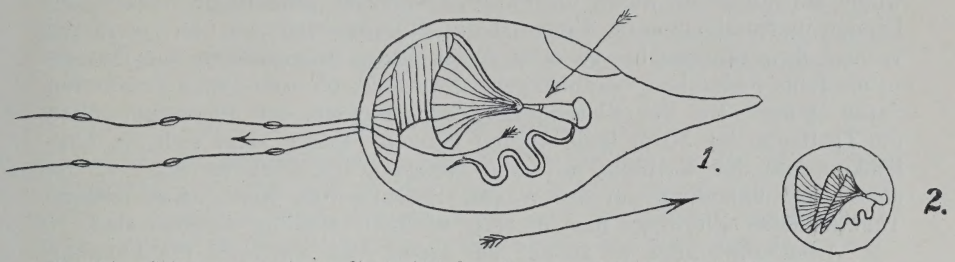


Fig. 34. Gehäuse von Appendicularien der Gattung *Oikopleura* mit Tier und Fangapparat im Innern. Die beiden oberen Pfeile geben die Richtung der Wasserströmung, der untere gibt die Bewegungsrichtung des Gehäuses an. Nach Lohmann.

Vorzügliche Beispiele einer einstrudelnden Bewegung bieten etwa die Rädertierchen (*Rotatoria*) mit ihrem aus Wimpern bestehenden Strudelapparat am Kopfende. Ähnlich sind die Verhältnisse bei vielen Ciliaten. Sehr klar zeigen *Stentor* und die Vorticelliden den spiralig verlaufenden Wimperstreifen, der die Nahrung ihrem Munde zuführt, aber auch viele freischwimmende Arten, z. B. die der Gattung *Paramaecium*, lassen die entsprechenden Einrichtungen erkennen.

Bei den sich von Plankton ernährenden Mollusken, den Muscheln, handelt es sich nicht um ein Einstrudeln von Nahrung in einen Trichter, sondern es ist gewissermaßen durch die regelmäßigen und bestimmt gerichteten Wimperbewegungen längs der unteren Kiemenränder eine Gleitbahn gegeben, die nach der Mundöffnung zuführt und die Nahrung dort abladet. Eine ähnliche Wanderung schwebender Körperchen beobachtet man leicht auf dem mit Wimperhaaren besetzten Tentakelapparat der Bryozoen (Fig. 35), denen wieder Brachiopoden und Crinoiden sich anschließen.

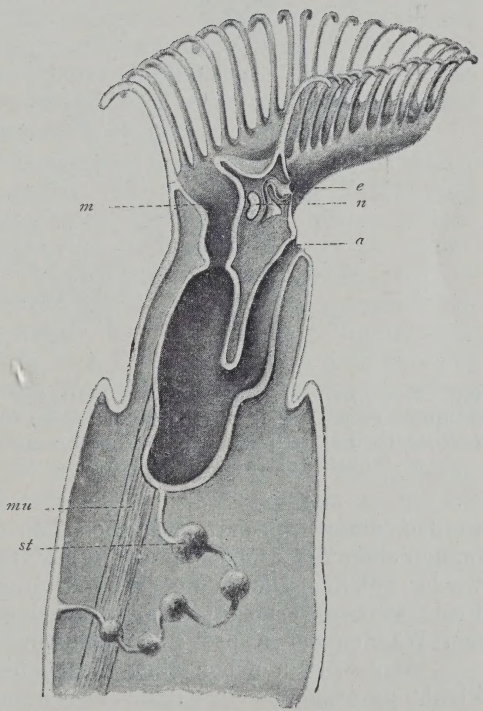


Fig. 35. Süßwasserbryozoe, halbiert, schematisch. *m* Mundöffnung, *a* After, *mu* Muskel, *st* Statoblast. Aus Ziegler.

Die Bryozoen spreizen ihre Tentakel frei in das Wasser aus und ähneln darin den Tieren, welche sich nach der Weise des Tastfangs ernähren. Sie ergreifen aber nicht nach deren Art, wie mit Armen, die Nahrung, sondern die Wasserbewegung bleibt das eigentliche Mittel des Erwerbs. Die meisten Coelenteraten, insbesondere Nesseltiere,

bedienen sich der weitausgespreizten Tentakel, um schwimmende größere Planktonten, ja kleinere Nektonten und freibewegliche Bodentiere, die zufällig in das Bereich eines solchen Tentakelbüschels kommen, zu fangen, wobei sie die Beute durch die ausgeschleuderten gifthaltigen Nesselfäden lähmen und umklammern. Eine Art der Süßwasserpolypen (*Hydra fusca*) vermag ihre Tentakel bis zu etwa 25 cm Länge auszudehnen und läßt sie so als feine Fäden lang herabhängen, abwartend, ob etwa kleine Crustaceen daran stoßen. Bei den Blasenquallen der Hochsee, den Physalien, sollen die Tastfäden bis 30 m lang werden können. Daran zeigt sich die Ähnlichkeit, die der Tastfang mit dem Netzfang der Spinnen hat. Er ist also nichts unbedingt auf das Wasser Beschränktes, wenn schon lebende Tentakelfäden allerdings nur im stets feuchten Medium möglich sind.

Überhaupt liegt es ja auf der Hand, daß zwischen Planktonfang und dem Fang fliegender Insekten eine gewisse Verwandtschaft besteht, und daher die dazu bestimmten Einrichtungen bisweilen aneinander anklingen müssen. Ein merkwürdiges Beispiel mag das noch zeigen: das Vorkommen fleischfressender Pflanzen im Wasser, die von Planktontieren, insbesondere Cladoceren, Ostracoden und Copepoden leben. Die Arten der Gattung *Utricularia*, des sogenannten Wasserschlauchs, tragen in ihrem feingeschlitzten Laube zahlreiche eiförmige, seitlich zusammengedrückte Blasen mit einem durch eine Klappe verschlossenen Eingang, zu dem besondere Borstengruppen gewissermaßen einen Zugang bilden (Fig. 36). Schleimerzeugende Haare stehen in der Nähe der Öffnung, und ihr Sekret lockt die Tiere an. Sie werden, dieser Substanz nachgehend, an die Klappe geführt und gelangen infolge einer Art Schluckbewegung der Blase ins Innere, worauf die Klappe wieder zufällt. Die Beute stirbt im Inneren ab, und ihre zerfallenden Reste werden vermöge eines peptonisierenden Enzyms verdaut und von den Wänden der Kapsel aufgenommen.

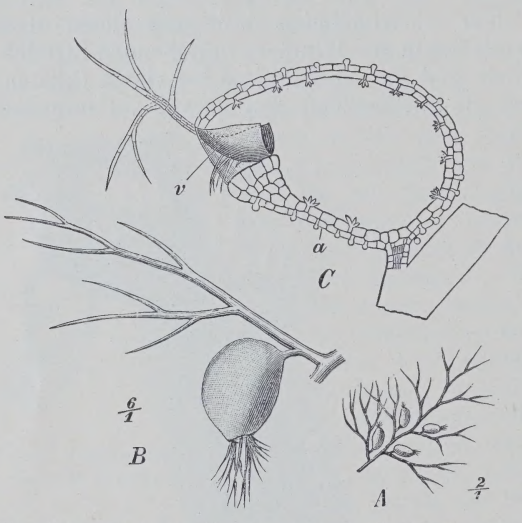


Fig. 36. *Utricularia vulgaris*. *A* Blattstück mit mehreren Blasen. *B* Fiederteil des Blattes mit Blase. *C* Blase im Längsschnitt, *v* Klappe, *a* Blasenwand. Nach Schenck und Goebel.

Wir würden neben allen diesen besonderen, durch das Dasein des Planktons ermöglichten Ernährungsweisen noch manches andere anführen können, worin eine hydrische Beeinflussung der Ernährung stattfindet, doch nichts mehr von sehr weitgehender Bedeutung. Insbesondere bedarf auch die Ernährung der nektonischen Fische und Tintenfische keiner besonderen Besprechung, da die Fang- und Raubvorgänge im Leben dieser Tiere nicht wesentlich von entsprechenden Vorgängen auf dem Lande abweichen. Erinnert sei noch daran, daß manche Lufttiere, insbesondere Vögel, eine Anpassung an hydrische Ernährung zeigen, wie z. B. die

Enten in der Gestaltung ihres Schnabels. Daß auch der umgekehrte Fall eintreten kann, zeigt das seltsame Beispiel des Schützenfisches (*Toxotes jaculator*). Dieser barschähnliche indopazifische Süßwasserfisch nährt sich von Insekten, die im Laube über dem Wasser sitzen; er fängt sie, indem er sie durch einen aus dem Maule gespritzten Wasserstrahl benetzt und zum Herabfallen bringt, um sie dann aufzuschnappen.

D. Wahrnehmung.

Daß die physikalischen Kräfte im Wasser nicht in derselben Weise fortgepflanzt werden wie in der Luft, daß sich die chemischen Stoffe nicht in derselben Weise ausbreiten wie dort, ist bekannt. Auch müssen Sinnesorgane im Wasser anders funktionieren und bedürfen daher eines anderen, zum wenigsten eines histologisch nicht ganz gleichen Baues. Wir können nicht bezweifeln, daß es dem Wasser eigentümliche Anpassungen für die Reizaufnahme bei Tieren wie bei Pflanzen gibt. Oft mögen sie nur physiologischer Art sein, oft werden sie auch für unsere Beobachtung noch unerkennbar bleiben, immerhin zeigen uns die Tiere einige ganz deutliche Anpassungen in diesem Bereich. Daß ein Unterschied der Reizwirkung zwischen Luft und Wasser auch für die Pflanzen besteht, ein Unterschied formativer Reizwirkung, darf man daraus schließen, daß bei Pflanzen mit Schwimmblättern aus der Tiefe aufwachsende Blattstiele ihr Wachstum einstellen, wenn die Luft einwirkt, oder aus dem Vorhandensein von Luft- und Wasserblättern verschiedener Bauart. Bei den Tieren sind die Verhältnisse naturgemäß für die verschiedenen Reizarten und die ihnen entsprechenden Organe sehr verschieden.

Von Anpassungen für die Wahrnehmung chemischer und mechanischer Reize vermögen wir wenig zu nennen. Für jene wird die Feuchtigkeit in vielen Fällen Einrichtungen ermöglichen, die in der Luft ausgeschlossen wären. Unter diesen ist ein Organ von großer Bedeutung, die Seitenlinie der Fische hervorzuheben. Sie hat, ebenso wie ähnliche Organe bei manchen Amphibien, die Bestimmung, das Tier über die strömende Bewegung des Wassers an seinen Seiten und am Kopf zu unterrichten. Daß statische Reize bei Nektonten und Planktonten von größerer Bedeutung sind als bei auf dem Boden lebenden Organismen, daß deswegen statische Organe bei Wassertieren besonders verbreitet und besonders gut entwickelt sind, ist verständlich. Weiter begreift man aus der Beschränkung oder dem völligen Fehlen des Lichtes in der Tiefe leicht, daß taktische Organe dort eine viel größere Rolle spielen als in der Luft, daß wir riesenhafte Antennen bei Tiefseetieren weit verbreitet finden. Das alles sind jedoch nur Unterschiede des Grades, Unterschiede von geringerer Bedeutung.

Das einzige Gebiet, von dem viel zu sagen ist, bleibt das der Lichtwahrnehmung. Die Verhältnisse sind hier deswegen besonders zugänglich für uns, weil hier das Organ zugleich ein leicht verständlicher physikalischer Apparat ist. So gut wir beurteilen können, wie unter besonderen ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen ein photographischer Apparat eingestellt werden muß, können wir gewissermaßen vorhersagen, welche Mittel etwa geeignet wären, um ein Auge in jener Schattenwelt möglichst leistungsfähig zu machen. Und wenn dort besondere Anpassungen tatsächlich vorhanden sind, so werden wir sie ohne Schwierigkeiten und oft mit einer Sicherheit als Anpassungen erkennen, die auf diesem an Gefahren der Trugschlüsse so reichen Gebiet eine Seltenheit ist.

Bei den auch in bezug auf ihre Bewegungsorgane so merkwürdigen Taumelkäfern (*Gyrinus*) finden wir die Augen durch eine wagerechte Scheidewand halbiert. Der Zwischenraum zwischen den Hälften ist zum Teil durch die Antennen ausgefüllt. Wenn der Käfer an der Wasseroberfläche schwimmt, schaut vermutlich das untere Augenpaar ins Wasser, das obere in die Luft. Allerdings ist nicht sicher nachgewiesen, daß es sich hier wirklich um eine solche Anpassung an das Grenzleben zwischen Wasser und Luft handelt. Das Auge der Fische zeigt deutlich die Anpassung an die besonderen Bedingungen des Sehens im Wasser. Mit seiner kugeligen Linse und dem verhältnismäßig großen Abstand der Retina ist es unverkennbar für gewöhnlich auf ein Sehen in der Nähe eingestellt. Nur für besondere Fälle besitzt das Auge der Knochenfische einen Akkommodationsapparat in Gestalt eines im Inneren des Auges gelegenen Muskels (Campanula Halleri), der sich von hinten an die Linse ansetzt und sie der Retina zu nähern vermag.

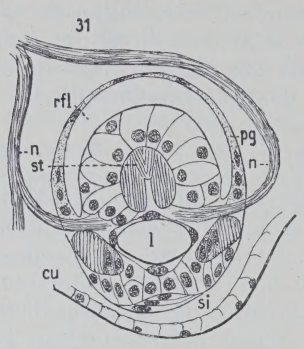


Fig. 37. Leuchtorgan eines Tiefseekrebses (*Nematoscelis*), Medianschnitt. *cu* Cuticula, *l* Linse, *n* Nerv, *pg* Pigment, *rfl* Reflektor, *si* Blutsinus, *st* Streifenkörper. Nach Chun.

Fig. 38. Tiefseetintenfisch (*Lycoteuthis diadema*) mit Leuchtorganen. Nach Chun.

Je weiter wir in die dunkle Tiefe des Meeres hinabgehen, um so ungünstiger werden die Bedingungen des Sehens. Auf den im Durchschnitt 4000 m tief liegenden Grund der Ozeane dringt keine Spur des Himmelslichts hinab; schon viele Hundert Meter höher verlischt der letzte Sonnenstrahl. Sehen erscheint dort unten zunächst unmöglich. Es wird aber möglich dadurch, daß die Tiere selbst Licht erzeugen. Die Fähigkeit, phosphoreszierendes Licht hervorzubringen, wohlbekannt von der Oberfläche des Meeres, wo sie sich nachts im Meerleuchten dem Auge offenbart, ist bei Tieren der Tiefsee zu hoher Vollendung entwickelt. Die geringen Spuren von Licht aber, die so die tiefe Finsternis schwach erhellen, werden durch hochentwickelte Augen aufgenommen.

Die Leuchtorgane der Krebse, Tintenfische und Fische der Tiefsee sind teils einfacher, teils verwickelter gebaut, doch gerade wie die verschiedenen Augenformen der Tiere

im Grunde immer aus den gleichen optisch wirkenden Bestandteilen zusammengesetzt sind, so haben wir auch hier eine Anzahl Hauptbestandteile, die überall, wenn auch nicht immer alle, wiederkehren. Ein Leuchtkörper erzeugt leuchtendes Sekret, ein Pigmentmantel hält fremdes Licht ab, ein Reflektor oder Spiegel und ein Refraktor geben dem Licht eine bestimmte Richtung, eine Linse sammelt die Strahlen und verstärkt ihre Wirkung, dazu kommen Farbe gebende Chromatophoren, ernährende Blutgefäße, reizleitende Nerven, bewegende Muskeln. Wir könnten dies durch zahlreiche Beispiele aus verschiedenen Tiergruppen erläutern (Fig. 37).

Die Lage dieser Organe am Tierkörper ist ebenfalls eine sehr mannigfaltige. So haben wir sie bei Tintenfischen (Fig. 38) am Rumpf, am Kopf und besonders auch an den Armen, bei Krebsen an den Augenstielen, am Thorax und Abdomen, bei Fischen bisweilen auf langen Körperfortsätzen, die (Fig. 57) entweder antennenartig vom Vorderende des Kopfes oder als Barteln vom Unterkiefer ausgehen, oder in der Nähe des Auges (Fig. 77), oder über den ganzen Rumpf, zumal längs seiner Unterseite verteilt. Es ist anzunehmen, daß diese den Arten eigentümliche bestimmte Anordnung insofern am Grunde des Ozeans dieselbe Rolle spielt, wie am Grunde des Luftmeeres die Farbenzeichnung der Tiere, als sie es den Geschlechtern ermöglicht, einander zu erkennen. Oft kommen verschiedene Typen von Leuchtorganen an einem Tier vor.

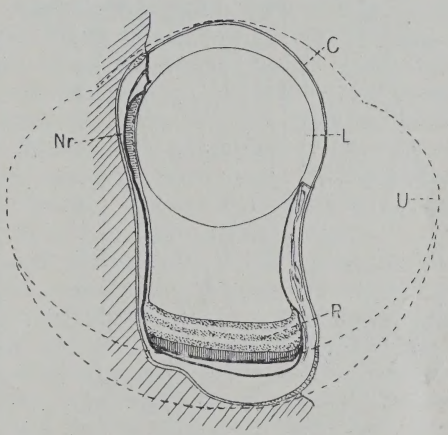


Fig. 39. Teleskopauge des Tiefseefisches *Arygropelecus* im Medianschnitt, in den Umriß (*U*) eines gewöhnlichen Fischauges mit gleich großer Linse eingezeichnet. *C* Cornea, *L* Linse, *R* Retina, *NR* Nebenretina. Nach Brauer und Franz.

Für den Bau der Augen ist in allen drei genannten Tiergruppen der Tiefsee besonders eine Eigenschaft bezeichnend, die man in dem Namen „Teleskopaugen" zum Ausdruck gebracht hat. Die Augen sind (Fig. 39 und 40) langgestreckt. Die Linse bzw. der Kristallkörperapparat liegt weit von der Retina entfernt. Dadurch müssen die Augen im höchsten Grade kurzsichtig sein. Andererseits aber sind sie für ihren engen Sehbereich in manchen Fällen so vollkommen gebaut, daß sie darin mit ganz außerordentlicher Schärfe sehen müssen. Diese optischen Vorbedingungen für ein Sehen im schwachen Dämmerlicht der Tiefsee werden in den verschiedenen Fällen auf sehr verschiedenen Wegen durch entsprechende Umbildung des in der betreffenden Tiergruppe vorhandenen Augentyps erreicht. Man kann diese Umbildung unter Umständen noch in der ontogenetischen Entwicklung beobachten, wie bei dem Tiefseefisch *Dissomma anale*.

Das Verhältnis der Augen zu den Leuchtorganen ist ein verschiedenes: Entweder sind sie augenscheinlich für von außen an sie herangetragenes Licht anderer Tiere eingerichtet, oder sie stehen so, daß sie den Bereich eines am eigenen Körper in der Nähe des Auges liegenden Leuchtkörpers beherrschen. Bei gewissen Krebsen (*Stylocheiron*, Fig. 40) finden sich

Doppelaugen, von denen je ein Augenabschnitt auf eine von diesen beiden Lichtquellen eingestellt ist. Das sogenannte Frontauge ist ein echtes „Dunkelauge", vom langgestreckten Bau des Teleskopauges und für das Nahesehen eingerichtet, das Seitenauge, nahe dem Leuchtorgan stehend, blickt in den selbsterzeugten Lichtkreis hinein.

Daß es sich bei diesen wunderbaren Organen um hochwertige Anpassungen an die durch die optischen Eigenschaften des Wassers bedingten besonderen Lichtverhältnisse handelt, kann nicht bezweifelt werden. Daß das Leuchtvermögen so vieler Pflanzen und Tiere des Meeres auch sonst als Anpassung zu werten sei, ist dagegen nicht wahrscheinlich.

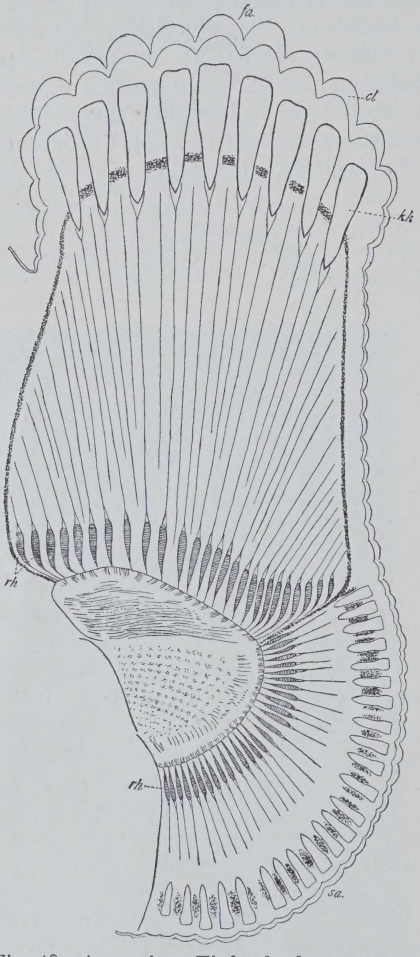


Fig. 40. Auge eines Tiefseekrebses (*Stylocheiron mastigophorum*). *fa* „Frontauge", *sa* „Seitenauge", *cl* Cornealinse, *kk* Kristallkegel, *rh* Rhabdom. Nach Chun.

E. Schutz gegen Gefahren.

Alle Anpassungen, die wir bisher besprochen haben und noch besprechen werden, haben die gemeinsame Aufgabe, das Leben der Pflanzen und Tiere zu sichern. Wenn wir die Anpassungen gewissermaßen als Antworten auf bestimmte allgemein verbreitete Forderungen des Lebens betrachteten, so war damit ausgedrückt, daß das Leben unablässig in Frage gestellt ist und unablässig durch bestimmte Lebensäußerungen sich gegen vielerlei Gefahren schützen muß. Wenn wir aber im gewöhnlichen Sinne von Gefahren und dem Schutz gegen Gefahren sprechen, so denken wir nicht an diese dauernden, sondern an besondere, einzelne, mehr zufällige Gefährdungen, die nicht, wie etwa die Gefahr des Erstickens oder Verhungerns, allen Wesen unablässig drohen, sondern sich aus den besonderen Verhältnissen von Ort und Zeit, wo die Organismen leben, ergeben und im allgemeinen nur gelegentlich, zufällig, mit Unterbrechungen auftreten. Von solchen und den Anpassungen an solche, den eigentlichen Schutzanpassungen soll nunmehr die Rede sein.

Die größte Gefahr für die meisten lebenden Wesen sind ihre Feinde. Es gibt aber auch viele aus den Vorgängen der anorganischen Natur sich herleitende Gefahren. Gegen beide bedarf es der Schutzmittel. Beide werden uns aber in unserem Gedankengange nur insofern zu beschäftigen haben, als sie dem Leben im Wasser eigentümlich sind. Wir werden bemerken, daß es besondere, dem Medium eigentümliche Gefahren und

ihm eigentümliche Schutzmittel gibt. Um diese allein handelt es sich für uns.

Wenn wir an die beiden zuletzt besprochenen Gegenstände, Wahrnehmung und Ernährung, zurückdenken, so bemerken wir, daß die Gefahren des Wahrgenommenwerdens und des Gefressenwerdens im allgemeinen nicht von dieser Art sind. Es sind keine spezifisch hydrischen Gefahren. Immerhin sind besondere Bedingungen der Wahrnehmbarkeit zum Teil gegeben. Das Leben im offenen Wasser der oberflächlichen Schichten, noch mehr das Leben an der Oberfläche selbst, ist eines, bei dem der Körper ungewöhnlich sichtbar ist und der Schlupfwinkel durchaus entbehrt. Schutzmittel gegen Feinde sind bei dieser Art des Lebens oft zu beobachten. Wenn die Verletzung und Tötung durch Raubtiere eine ganz allgemeine Gefahr ist, so ist doch die Vernichtung durch die Bewegungen des Wassers, Wellen, Brandung, Strömung, auch unter Umständen durch seinen Druck eine spezifisch hydrische. Eine echte Wassergefahr ist aber besonders die Veränderung des Wassers selbst, wie sie einerseits durch Veränderung des Aggregatzustandes, andererseits durch Veränderung der im Wasser gelösten Stoffe bewirkt wird, jene in Gestalt des Austrocknens und Ausfrierens, diese besonders durch Sauerstoffschwund, auch Unregelmäßigkeiten des Salzgehalts. Man kann auch noch in einem weiteren, mittelbaren Sinne von dem Wasser eigentümlichen Gefahren sprechen, wenn z. B. die festsitzende Lebensweise, die wir als dem flüssigen Medium eigentümlich erkannt haben, oder das Planktonleben besondere Gefahren mit sich bringt. Diesen hydrischen Gefahren stehen nun hydrische Schutzmittel in großer Zahl gegenüber.

Das allen freibeweglichen Tieren gemeinsame Fluchtvermögen, der gewöhnlichste Schutz gegen Feinde, nimmt im Wasser oft besondere Formen an, deutliche Anpassungen sind jedoch selten. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß der Boden im Wasser leichter, lockerer ist als in der Luft, daher das Einwühlen schneller und besser möglich. Die Gestalt der Plattfische ermöglicht, sowie die mancher anderen Fische, mit einem Schlage den Körper in den leichten Sand zu versenken. Wie hier ein Tier aus dem Wasser in die Erde, so fliehen die fliegenden Fische (*Exocoetus, Dactylopterus* Fig. 98) aus dem Wasser in die Luft. Allerdings ist es zweifelhaft, ob ihr Fliegen nur die Bedeutung eines Fluchtvermögens hat. Sie durchmessen Strecken von bis zu 100 m über Wasser. Das Herausschnellen geschieht mit Hilfe des Schwanzes, das „Fliegen“ selbst ist ein Gleiten durch die Luft vermöge der mächtig entwickelten, breit aufspannbaren Brustflossen und gelingt besonders gut bei entgegenkommendem Winde, während Wind von hinten die Fische ins Wasser hinabdrückt.

Dies geschieht nun selten, daß Wassertiere in die Luft entfliehen, Viel häufiger ist das Umgekehrte, daß Lufttiere im Wasser Schutz suchen. Es sei an Frösche und Seehunde, an die vielen tauchenden Wasservögel und an der Oberfläche lebenden Insekten, wie z. B. *Gyrinus*, erinnert. Von besonderen Anpassungen allein für diesen Zweck kann man wohl im allgemeinen nicht sprechen.

Für die Landtiere ist bekanntlich die Färbung und Zeichnung der Körperoberfläche, wenn sie der Umgebung ähnelt, ein vielfach sehr wertvolles Schutzmittel. Ähnliches geschieht im Wasser, wenn z. B. Plattfische und Tintenfische dem Sandboden gleichen. Es gibt auch Färbungsweisen, welche den besonderen Verhältnissen im Wasser entsprechen. Bei manchen von ihnen wird man kaum bezweifeln, daß es sich um

schützende Anpassung handelt, bei anderen ist es nicht möglich, ein einigermaßen sicheres Urteil zu gewinnen, zumal deswegen, weil wir die Wirkungen von Farben auf die Augen der Seetiere nicht gut nach den Wirkungen auf unser eigenes Auge beurteilen können, auch nicht wissen können, ob sie „zum Schutz" oder aus anderen Ursachen entstanden sind. So ist es z. B. mit der Farblosigkeit vieler Planktontiere. Viele Quallen, noch mehr die Rippenquallen, manche Larven, Würmer, Krebse, z. B. der seltsame Cladocere *Leptodora hyalina* (Fig. 86), selbst Insektenlarven (*Corethra*, Fig. 95) und vieles andere, ja sogar ein Wirbeltier, die *Leptocephalus*-Larve des Aales, sind in einem mit Wasser gefüllten Glase kaum oder nur mit großer Mühe zu erkennen. Farblosigkeit erscheint gewissermaßen als die Farbanpassung an das farblose Wasser. Daß sie schützt, ist kaum zu bezweifeln. Andererseits ist es einleuchtend, daß gallertig aufgequollene Gewebe, wie es deren im Wasser viele gibt, von selbst farblos werden müssen, ohne daß Anpassung vorzuliegen braucht.

Auffallend ist ferner die blaue oder violette Farbe vieler Oberflächentiere der Hochsee in tropischen Meeren. Quallen, Siphonophoren, Schnecken, Krebse haben die Farbe des tiefblauen ozeanischen Wassers angenommen. Ein Fall, in dem sich diese Farbe auch noch nach dem Tode erhält, wird durch die „Veilchenschnecke" *Janthina*, die wir schon früher erwähnten, dargeboten. Bei ihr ist die Schale tiefviolett gefärbt, und die Farbe erhält sich so gut, daß die Arten dieser Gattung inmitten einer Schneckensammlung sofort in die Augen springen.

Eine Färbungserscheinung, die ebenfalls gewöhnlich als Schutzanpassung gedeutet wird, ist die helle, oft silbern glänzende Unterseite vieler nektonischer und pleustonischer Tiere, wohlbekannt von den Fischen, aber auch bei Tintenfischen (*Sepia*) vorhanden, in der weißen Bauchseite der Wale und vieler Schwimmvögel wiederkehrend und bei manchen Wasserwanzen durch eine Luftschicht zwischen den Haaren der Bauchseite bewirkt. Man wird allerdings sagen: Helle Bauchseiten sind auch bei Landtieren etwas sehr Gewöhnliches. Das ist nicht zu leugnen, aber ebensowenig, daß eine glänzende Unterseite ein Tier oft vortrefflich verbirgt, wenn man es schräg von unten vor der Oberfläche des Wassers betrachtet. Denn da bekanntlich alle Lichtstrahlen, die von unten unter $48\,^1/_2$ oder weniger Graden die Oberfläche treffen, total reflektiert werden, so erscheint die Fläche glänzend, und nur durch Glanz kann sich ein Tier diesem Glanze anpassen.

Bei Tiefseetieren sind hauptsächlich zwei Farben häufig, nämlich Rot und Schwarz, daneben einige Farbtöne, die gewissermaßen in der Umgebung dieser beiden liegen, Orangerot, Braun und Dunkelviolett. Dieses letztere kommt z. B. bei Medusen vor, Rot bei Krebsen sehr häufig, und nicht weniger charakteristisch ist Schwarz für Tiefseefische. Die Stärke der Pigmentierung, die Vollkommenheit der Schwarzfärbung wächst bei den Fischen der Gattung *Cyclothone*, je tiefer sie leben. In der schwach von bläulichem Lichte erhellten Tiefsee muß die rote Farbe für das Auge schwarz wirken. So kann es sich wohl bei diesen beiden Hauptfarben um eine Anpassung, einen Schutz gegen die Blicke der Feinde handeln, es lassen sich aber auch andere Gründe, z. B. für die Entstehung des Rot die tiefe Temperatur jener Gewässer, geltend machen.

Eine ganz unzweifelhafte Schutzfarbe ist aber die Sepia der Tintenfische. Bekanntlich wird sie aus dem Tintenbeutel der Cephalopoden ins Wasser ausgestoßen, wenn das Tier sich gefährdet sieht. Es hüllt

sich in eine dunkle Wolke von fein verteilter Farbe ein und ist darin zunächst für den Verfolger verschwunden.

Allgemein gehören bei den Tieren sowohl auf dem Lande wie im Wasser zu den wichtigsten Schutzmitteln die äußeren Skelettbildungen sowie auch die von ihnen nicht immer scharf zu trennenden, vor allem aber biologisch oft gleichwertigen gehäuseartigen Bauten. Aber auch hier hat das Wasser wieder seine Besonderheiten. Wir finden im Wasser manchmal ganz außerordentliche starke Skelettbildungen, nämlich bei manchen festsitzenden Tieren, wie z. B. Korallen, Austern, den riesigen Muscheln der Gattung *Tridacna*, Bryozoen und Balaniden. Solche Skelette wären bei freibeweglichen Tieren nicht möglich, weil sie viel zu schwer sein würden, um mit herumgeschleppt werden zu können. Ihre Ausbildung ist keine unmittelbare Wirkung des Wassers, aber doch nur in dem allgemeinen Lebenszusammenhange im Wasser möglich. Denn schwere Skelette setzen Festsetzung, Festsetzung setzt Plankton, Plankton setzt Wasser voraus.

Übrigens kommen auch bei freibeweglichen Tieren des Wassers so gewichtige Skelette vor, wie man sie auf dem Lande nur selten finden wird. Viele Schneckenschalen z. B. sowie die Skelette mancher Seeigel sind sehr schwer. Sie werden augenscheinlich nur durch den Gewichtsverlust möglich, den gemäß dem archimedischen Prinzip die Körper im Wasser erleiden. Und dieser selbe Umstand wird bei der Gehäusebildung mit maßgebend sein. Im Süßwasser bauen bekanntlich die Larven der danach benannten Köcherfliegen (Trichopteren) ein Gehäuse aus mancherlei Material, Blatt- und Halmstücken, Holz, Schneckenschalen, Sandkörnchen, kleinen Steinchen. Manche von diesen stellen gegenüber der Größe des Tieres eine beträchtliche Last dar. Im Meere bedienen sich die Einsiedlerkrebse (Paguriden) zu ihrem Schutze leerer Schneckenschalen. Oft sitzen diesen Schalen Actinien auf (*Adamsia palliata*) oder ein Schwamm (*Suberites domuncula*, in der Nordsee *Ficulina ficus*), und die ganze Last, die so der Krebs beim Kriechen zu tragen hat, erscheint als eine sehr beträchtliche, wenn man vergißt, wie sehr das Wasser sie ihm erleichtert.

Das Leben im Wasser bietet aber noch besondere, in der Luft im allgemeinen nicht vorhandene Gefahren, gegen die Skelettbildungen und feste Gehäuse einen wirksamen Schutz darstellen. Das sind besonders starke Wasserbewegungen, Strömung und Brandung, in einigen Fällen auch der Druck des Wassers. Als eine Anpassung an den ungeheueren Druck in den Tiefen oder richtiger an die gewaltigen Druckschwankungen bei einem schnellen Übergang von der Oberfläche zur Tiefe betrachtet man die mächtige, skelettartig harte, verdickte Sklera des Auges der Wale. Die Brandung an offenen ozeanischen Felsenküsten hat eine ganz eigene Fauna und Flora zur Entwicklung gebracht, die durch ihre Skelettbildungen ausgezeichnet ist. An den äußersten Rändern der Korallenriffe pflegt oft ein niedriger Wall gesteinartiger Masse zu stehen, der von Kalkalgen gebildet wird, die durch ihr Skelett in den Stand gesetzt werden, jedem Anprall zu trotzen. Von Korallen selbst kommen an den ausgesetztesten Stellen vorwiegend die massig gerundeten, nicht die verzweigten vor. An Felsenküsten mit stärkstem Wellenschlag haften ganz bestimmte Tiere, zumal gewisse Mollusken, wie Käferschnecken (*Chiton*), Hutschnecken (*Patella, Fissurella*) und das sog. Meerohr (*Haliotis*). Sie sind nicht nur durch starke Schalen, sondern auch durch die flachgewölbte, niemals hochgetürmte Gestalt dieser Schalen gegen

den Anprall der Wogen geschützt. Eine andere Art Schutzmittel gegen starke Wasserbewegung sind hochgradige Schmiegsamkeit und Elastizität, wie sie besonders bei Pflanzen, z. B. Tangen, vorkommt, aber auch unter den Tieren bei Alcyonarien der Korallenriffe.

Im Süßwasser stellt die Bewegung des strömenden Wassers zumal in schnellfließenden Bächen eine ähnliche Gefahr dar, und es finden sich zum Teil ähnliche Anpassungen. Im Anschluß an das Vorhergehende sei z. B. bemerkt, daß von Schnecken *Ancylus fluviatilis,* ein den Patellen sehr ähnliches Tier, an solchen Stellen mit starker Strömung lebt. Manche Phryganiden heften ihre Gehäuse aus Sandkörnern oder kleinen Steinchen fest dem Gestein an. Andere Insektenlarven benutzen ihre Spinnsekrete, um sich selbst damit festzuheften, wie die Larven der Simulien. Die Puppen dieser Mücken sitzen in eigentümlich tütenförmigen Gehäusen, die mit Vorliebe den schmalen, flutenden Blättern mancher Wasserpflanzen anhaften, und zwar mit dem spitzen Ende gegen den Strom, so daß das breite Vorderende mit seinen Tracheenkiemen (Fig. 10) in der Richtung des Stroms hervorragen kann.

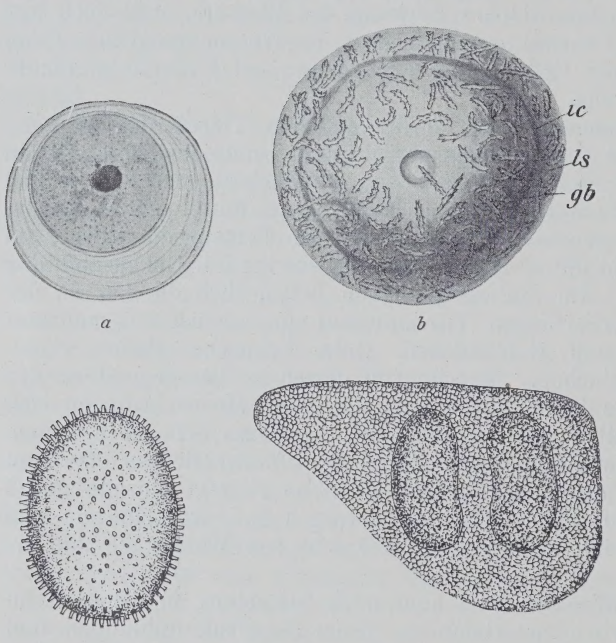


Fig. 41. Dauerstadien von Süßwassertieren. *a* Zyste von *Colpoda cucullulus*, *b* Gemmula von *Spongilla lacustris*, *c* Dauerei von *Polyarthra platyptera*, *d* Ephippium von *Daphne pulex*. Aus Lauterborn.

Gegen die Gefahren, welche durch Veränderungen der Beschaffenheit des Wassers entstehen, bestehen in manchen Tier- und Pflanzengruppen sehr vollkommene Schutzeinrichtungen. Wenn kleine Gewässer austrocknen oder ausfrieren, oder wenn der Sauerstoff in ihnen etwa durch Fäulnisvorgänge bis auf ein Minimum aufgezehrt wird, gehen viele Pflanzen und Tiere zugrunde. Viele besitzen aber besondere Dauerzustände als Schutz gegen die Ausschaltung notwendigster Lebensbedingungen zu gewissen Zeiten. Die Lebenstätigkeit wird in ihnen auf das geringste Maß herabgesetzt, die Zellen befinden sich in einem Ruhezustand, der erst aufhört, wenn wieder günstige Bedingungen eintreten.

Viele Wasserpflanzen besitzen sogenannte Winterknospen (Hibernakeln, Turionen). Es sind knospenartige Bildungen, welche zu Beginn der kalten Jahreszeit entstehen, zu der Zeit, wo die vegetativen Teile der Pflanze im wesentlichen zugrunde gehen. Daß es sich hier wirklich um eine Anpassungserscheinung an die Gefahren der Winterkälte handelt, geht

daraus hervor, daß bei Pflanzen der gleichen Gattungen in warmen Ländern ihre Bildung ausbleibt. Sie sinken auf den Boden und überwintern dort in dem im allgemeinen 4° warmen Wasser, um im Frühling aufzusteigen und auszukeimen.

Unter den Tieren besitzen (Fig. 41) die Rotatorien und Cladoceren, auch manche Copepoden (*Diaptomus*), also Tiere, die in vielen Gewässern des Binnenlandes die Hauptbestandteile des Metazoenplanktons darstellen, Dauereier, welche sich durch stärkere Umhüllung, Größe und Nahrungsreichtum von den gewöhnlichen (Subitan-)Eiern unterscheiden und nur zu bestimmten Zeiten auftreten. Zum Teil darf man sie als Wintereier bezeichnen, da sie in der Tat dazu dienen, die kalte Jahreszeit zu überdauern. Andere treten mitten im Sommer auf, zumal bei Cladoceren kleiner, flacher Gewässer, und sind augenscheinlich insofern den betreffenden Arten von Nutzen, als sie der Gefahr des Austrocknens widerstehen.

Hochentwickelt ist die Fähigkeit, Dauerzustände zu bilden, bei vielen Protozoen. Sie enzystieren sich mit Leichtigkeit zu ungünstiger Zeit, um sich ebenso leicht wieder aus dem Starrezustand zu lösen. Mit dem Staub der Luft können ihre Zysten weithin verschleppt werden. Darauf beruht es, daß überall Keime von Protozoen vorhanden sind, und daß man durch Herstellung von „Aufgüssen“ (Infusionen), indem man Heu mit Wasser übergießt, ein Infusorienleben hervorrufen kann. Überhaupt ist die Fähigkeit des Überdauerns von Trockenzeiten bei den hier in Betracht kommenden Tieren oft eine ganz erstaunliche. Die beiden großen Phyllopoden *Apus* (Fig. 68) und *Branchipus* (Fig. 3) treten manchmal an einer Stelle in einem flachen, bald austrocknenden Tümpel plötzlich in Massen auf, um dann jahrelang wieder zu fehlen. Es ist leicht möglich, aus Proben getrockneten Schlammes aus entfernten Ländern diese Krebse aufzuziehen. Versuche haben gezeigt, daß noch nach 13 Jahren die Keimfähigkeit der Dauereier in afrikanischen Schlammproben nicht erloschen war.

Festsitzende Tiere, welche ähnliche Dauerstadien besitzen, sind die Bryozoen und Spongien des Süßwassers. Es handelt sich bei ihnen nicht, wie bei Rotatorien und Phyllopoden, um Eier, sondern eher um Gebilde, welche den Zysten der Protozoen verwandt sind. Die Gemmulae der Spongien enthalten in einer oft kompliziert gebauten sehr dauerhaften Hülle aus Spongin und Kieselspikula eine Anzahl stark mit Nährstoffen beladener Zellen von embryonalem Charakter, aus denen sich zu gegebener Zeit ein junger Schwamm entwickeln kann. Bei den Statoblasten der Bryozoen, die eine Chitinschale haben, sind die Verhältnisse ähnliche. Hier sind die Dauerkeime oft mit einem sogenannten Schwimmring umgeben, durch dessen Leichtigkeit sie vom Wasser fortgetragen und anderwärts angesiedelt werden können. Dieselbe Einrichtung findet sich übrigens bei den Eiern der Cladoceren in Gestalt der sogenannten Ephippien, die man oft massenhaft an der Oberfläche oder an den Ufern der betreffenden Gewässer findet.

Ohne Zweifel überdauern aber auch viele andere Organismen, ohne derartige Dauerzustände zu besitzen, ungünstige Zufälle von allerlei Art, vermöge von Anpassungen, die am Körper nicht sichtbar sind oder nicht auffallen. So besonders Rotatorien, auch Copepoden, und die dadurch berühmt gewordenen Bärtierchen (*Macrobiotus* Fig. 42). Augenscheinlich bilden gewisse Sekrete, zum wenigsten bei manchen von diesen, in solchen Fällen eine schützende Hülle. Die Dauer der Lebensfähigkeit

in ausgetrocknetem Zustande steigt bei manchen Bärtierchen bis auf 3 Jahre. Auf ganz andere Weise helfen sich die Torfmoose der Gattung *Sphagnum* über Trockenzeiten hinweg. Sie speichern in der schwammigen Rinde ihrer Stengel, hauptsächlich aber in den durch zahlreiche leere Zellräume wabig gewordenen Blättern massenhaft Wasser auf, das in der Trockenheit nur langsam verschwindet.

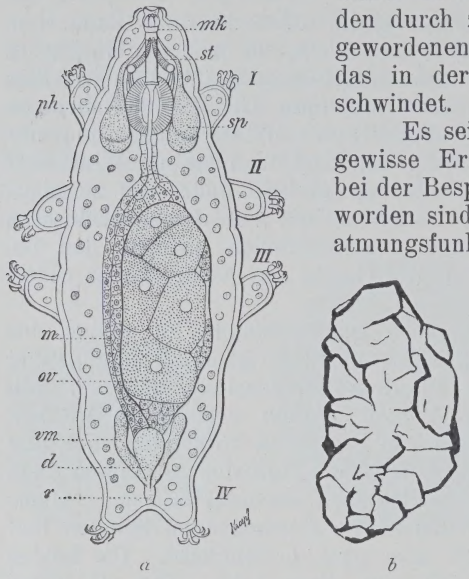


Fig. 42. Bärtierchen (*Macrobiotus hufelandi*). *a* in normalem Zustande, *b* eingetrocknet, scheintot. Nach R. Hertwig und Verworn.

Es sei schließlich hier noch einmal an gewisse Erscheinungen erinnert, die schon bei der Besprechung der Atmung beschrieben worden sind, die Fälle, in denen eine Ersatzatmungsfunktion meist auf Grund eines zweiten Atmungsorgans auftritt. Bei Lurchfischen ist sie mit einer Art Dauerzustand des ganzen Tieres, einem „Trockenschlaf" im Inneren einer Höhlung des eintrocknenden Schlammes verbunden. An die Stelle der Kiemenatmung tritt die Atmung mit Hilfe der Schwimmblase. Ähnliches wurde von der Schnecke *Ampullaria* erwähnt. Bei den Fröschen unserer Zone wird im Winter, wenn sie sich in den Schlamm verkrochen haben, die Lungenatmung ganz eingestellt, und eine schwache Hautatmung muß genügen, um die geringe Lebenstätigkeit des Tieres aufrecht zu erhalten.

F. Fortpflanzung und Entwicklung.

Die Lebenserscheinungen, welche sich um die Erzeugung und Erhaltung der Nachkommenschaft gruppieren, pflegen überall bei Tieren und Pflanzen reich an Anpassungen zu sein, nicht weniger die Entwicklung der Nachkommen selbst, soweit sie nicht innerhalb einer schützenden Hülle oder Schale ohne Berührung mit der Außenwelt vonstatten geht. Es gibt da auch viele Anpassungen an das Wasser.

Für die Fortpflanzungsvorgänge haben die planktonischen Zustände eine weitreichende Bedeutung. Das Wasser nimmt leicht Spermatozoen und Eier als Planktonten auf, trägt sie hin und her und führt sie zur Befruchtung zusammen. Ähnliches geschieht wohl auch in der Luft mit dem Blütenstaub, aber es liegt auf der Hand, daß die Leistungsfähigkeit des Wassers hierin viel weiter geht. Der Wind vermag im wesentlichen nur vermöge seiner Bewegung die Pollenkörner schwebend zu halten, in der ruhenden Luft würden sie bald zu Boden sinken, wie man denn im Sommer den goldgelben Blütenstaub der Tannen die Flächen waldumgebener Seen bedecken sieht. Ein Zweites ist, daß das Wasser die Geschlechtsprodukte feucht erhält und dadurch dieser Art der Übertragung einen viel weiteren Spielraum schafft, als die nur für trockenen „Staub" geeignete Luft. So haben wir viele Tiere, bei denen die Befruchtung auf diesem dem Wasser eigentümlichen Wege vor sich geht. Ja die vielen niederen Tiere, bis hinauf zu den Mollusken, entbehren

wohl deswegen der Begattungsorgane, weil sie Wassertiere sind, und die Befruchtung leicht auf planktonischem Wege vonstatten gehen kann. Bei den eigentlichen ursprünglichen Wasserpflanzen, den Algen, geschieht sowohl die ungeschlechtliche wie die geschlechtliche Fortpflanzung in der großen Mehrzahl der Fälle durch flagellatenartige Planktonten, Schwärmer mit einer oder mehreren Geißeln und meist mit einem sogenannten Augenfleck versehen. Sie können als ungeschlechtliche Sporen unmittelbar zur Erzeugung eines neuen Individuums schreiten, können sich isogam zu zweien vereinigen oder anisogam als Spermatozoiden das ruhende Ei umfluten, bis ihnen die Befruchtung möglich wird.

Auch bei höheren Wasserpflanzen gibt es solche „Hydrogamie", sofern sie unter Wasser blühen, in manchen Fällen. Die Pollen von *Ceratophyllum* (Hornkraut), *Najas* (Nixkraut) und *Zostera* (Seegras) sind planktonisch. Ihre Gestalt ist bei den Seegräsern merkwürdigerweise fadenförmig und es kommen auch fadenförmige Narben vor. Während beim Hornkraut der Pollen genau vom spezifichen Gewicht des Wassers ist, hat er bei *Najas* ein etwas höheres Gewicht und sinkt deswegen bald, wenn auch langsam, in die Tiefe. Dem entspricht es aber, daß die weiblichen Blüten tiefer zu stehen pflegen als die männlichen.

Andere Phanerogamen ersetzen die planktonische Pollenübertragung durch eine pleustonische, so z. B. *Hydrocharis, Vallisneria* und die — in Europa, wo sie nur weiblich vorkommt, sich allerdings nur ungeschlechtlich fortpflanzende — *Helodea canadensis*. Bei *Vallisneria spiralis*, einer Wasserpflanze warmer Länder, die aber bei uns eine der gebräuchlichsten Aquarienpflanzen ist, lösen sich die reifen männlichen Blüten von ihren Stielen und schwimmen an der Wasseroberfläche, wo sie mit den dauernd gestielt bleibenden weiblichen Blüten in Berührung geraten und sie befruchten können. Nach der Befruchtung rollt sich der weibliche Blütenstiel spiralig ein, so daß die Entwicklung der Frucht unter Wasser von statten geht (Fig. 43). Die meisten anderen Wasserpflanzen blühen über Wasser und werden entsprechend nicht durch das Wasser befruchtet. Eine merkwürdige Anpassung an das Leben im Wasser findet sich in der Blütenbildung der schon öfter erwähnten tropischen Podostemonaceen. Die Knospen sind in den thallusartigen Pflanzenkörper eingesenkt und so ausgezeichnet gegen das stürzende Wasser der Katarakte geschützt. Erst wenn das Wasser sinkt, brechen sie hervor und blühen in der Luft auf. Eine verwandte Erscheinung ist es, wenn bei der an Ufern von Seen einheimisch lebenden *Litorella lacustris* nur die auf dem Trockenen stehenden Pflanzen Blüten bilden, nicht die vom Wasser bedeckten.

Fig. 43. *Vallisneria spiralis*, verkleinert. Aus Natürliche Pflanzenfamilien.

Zwei viel besprochene Fälle ganz anderer Art, obwohl entfernt mit den Verhältnissen bei *Vallisneria* verwandt, in denen das Wasser tierische

Geschlechtsprodukte in abgerissenen Körperteilen planktonisch trägt, seien hier noch besonders erwähnt. Bei dem berühmten Palolowurm der Samoaner (*Eunice viridis*, Fig. 54), der in Löchern und Spalten der Korallenriffe schwer auffindbar ein verborgenes Leben führt, löst sich im Oktober und November das hintere, sogenannte epitoke Körperende von dem vorderen, ganz anders gestalteten atoken. Es ist (daher der Name) mit Geschlechtsprodukten dicht erfüllt und schwimmt eine kurze Zeit schlängelnd frei umher, die Geschlechtsprodukte zur Befruchtung entleerend. Der Palolowurm tritt ganz plötzlich in ungeheueren Mengen an einem ganz bestimmten Tage, nämlich dem Tage des letzten Mondviertels, auf. Wie das kommt ist nicht bekannt, doch ist es naheliegend, anzunehmen, daß die Gezeitenbewegung dabei auf irgendeine Weise den Anstoß gibt.

Das zweite Beispiel ist der Papiernautilus, *Argonauta argo*. Das Männchen, viel kleiner als das Weibchen, ohne Schale, bildet seinen dritten linken Arm zu einem sogenannten Hectocotylus aus, einem Überträger des Samens, der sich bei diesem Tintenfisch, im Gegensatz zu denen aller anderen, vom Körper ablöst, angeblich frei umherschwimmen soll und schließlich im Mantelraum des Weibchens gefunden wird.

Bei Samenpflanzen können ebenso wie die Geschlechtsprodukte auch die Früchte dem Wasser zur Beförderung übergeben werden. Zahlreiche von den Wasserpflanzen sowie von tropischen Strandpflanzen bilden in der Samenschale Lufträume, mit deren Hilfe sie wie mit einem Schwimmgürtel schwimmen. Erst nach einiger Zeit saugen sie sich voll Wasser und sinken unter. Und auch jenes zweite Mittel des pleustonischen Schwimmens, das wir oben erwähnt hatten, die Unbenetzbarkeit kleiner Körper, kommt hier wieder vor. Die Samen von *Sagittaria* schwimmen, trotzdem sie schwerer als Wasser sind, aus diesem Grunde. Daß wir auch bei den Tieren pleustonische Keime haben, wurde in anderem Zusammenhange schon erwähnt, als z. B. von den Ephippien der Cladoceren die Rede war. Im übrigen sind die planktonischen Eier, wie z. B. die vieler Fische und mancher Copepoden, durchaus diesen Pflanzensamen zu vergleichen und in weiterem Sinne schließlich die vielen planktonischen Larven.

Die Beschaffenheit der Samen und Eier, welche solche Fortführung durch das Wasser ermöglicht, ist augenscheinlich von Nutzen für die Erhaltung der betreffenden Arten. Die Möglichkeit der planktonischen Lebensweise ist hier für die Fortpflanzung der Organismen des Wassers in vielfacher Weise ausgenutzt. Was die nicht planktonischen Eier betrifft, so ist beachtenswert, daß viele von ihnen eine bestimmte Beschaffenheit angenommen haben, für die die deutsche Sprache den besonderen Begriff „Laich" besitzt. Man versteht darunter im allgemeinen Eiermassen in gallertiger Umhüllung. So haben wir sie im Süßwasser bei Fröschen und Kröten, Fischen, Schnecken, manchen Mücken (Chironomiden), Phryganiden, Milben, im Meere z. B. bei Schnecken und Fischen. Sie sind entstanden infolge des Quellvermögens der Eihüllen im Wasser und gewähren zweifellos durch ihre Elastizität, ihre glatte Oberfläche, ihr geringes spezifisches Gewicht und ihr großes Volumen den Eiern mancherlei Nutzen.

Eine ausgeprägte Brutpflege zeigt sich oft bei den Wassertieren in der Unterbringung der Brut, bei den höchsten Tierformen auch in einer Versorgung der Jungen, die beide hier insoweit für uns von Bedeutung sind, als dabei das Wasser als Medium irgendwie mitwirkt. Es

gibt ja viele Luftinsekten, die ihre Entwicklung im Wasser durchmachen. Für sie ist es notwendig, die Eier so im oder am Wasser unterzubringen, daß die auskriechenden Larven sofort in ihrem Elemente sind. Manche lassen ihre Eier ohne besondere Fürsorge ins Wasser fallen, wie z. B. Eintagsfliegen, andere legen sie sorgfältig an der Wasseroberfläche ab, wie die Stechmücken (*Culex*), die ein flach bootförmiges Eierpaket formen, andere befestigen sie unmittelbar in der Wasserlinie an schwimmenden Gegenständen, wie z. B. die Chironomiden, wieder andere bergen sie vom Rande eines schwimmenden Blattes aus unter dessen schützender Fläche und schließlich gibt es welche, die selbst unter Wasser tauchen, um dort ihre Eier an den Pflanzen abzulegen.

Eine der beliebtesten Stätten der Eiablage sind in unseren Binnengewässern die Blätter der Seerosen, *Nuphar* und *Nymphaea*. Außer unter Wasser lebenden Tieren benutzt eine ganze Reihe von Luftinsekten das schützende Dach dieser Blätter. Nahe dem Rande sitzen oft Laiche von Phryganiden mit spiralig angeordneten Eiern, weiter entfernt davon die länglichen, einerseits zugespitzten Eier von Libellen, meist in Bogenlinien geordnet. Die Blattkäfer der Gattung *Donacia* fressen ein Loch in die Blattfläche und legen, den Hinterleib hineinsteckend, auf der Unterseite die Eier rings herum. Libellen, auch Mücken, Köcherfliegen, Eintagsfliegen, Schmetterlinge u. a. können, in einen Luftmantel gehüllt, ganz unter Wasser kriechen, um die Eier abzulegen. Auf merkwürdige Weise verfährt der große schwarze Kolbenwasserkäfer (*Hydrophilus piceus*): Er baut einen sackförmigen Kokon, der, an der Unterseite eines schwimmenden Blattes angeklebt, seitlich mit einem schornsteinartigen Fortsatz über das Blatt in die Luft emporragt. Ein Laubfrosch Südamerikas (*Phyllomedusa iheringi*) hat die seltsame Gewohnheit, die Eier über Wasser zwischen zwei zusammengeklebten Blättern unterzubringen. Die Larven scheinen dann aus der schleimigen, sich verflüssigenden Laichmasse ins Wasser zu fallen.

Die Ablage der Eier an einem für die Jungen günstigen Platz hat augenscheinlich große Schwierigkeiten für Tiere, die, ohne diese Gewohnheit aufzugeben, zum Leben auf landferner hoher See übergegangen sind. Manche lassen die Eier treiben; man findet bisweilen Laichmassen unbekannter Herkunft auf hoher See. Andere helfen sich auf seltsamen Umwegen. Die Veilchenschnecke *Janthina* (Fig. 61) schleppt an dem Schaumfloß, welches sie ausscheidet, ihre Eier selbst mit herum. Andere Tiere benutzen die wenigen Gelegenheiten, die Eier auch auf hoher See zu befestigen. Die Wasserwanzen der Gattung *Halobates* kleben sie an schwimmenden Holzstückchen, leeren Pteropodenschalen, schwimmenden Federn, abgestorbenen Velellen fest. Viele Tiere legen sie an die treibenden Tange der Sargassosee, so Schnecken, Turbellarien und Fische. Gewisse Fische — die Art ist noch unbekannt — verbinden das „Golfkraut“ mit Schleimfäden zu kugeligen Klumpen, um daran zu laichen.

Noch größere Schwierigkeiten als die zweckmäßige Eiablage bereitet auf hoher See unter Umständen die Brutpflege, und sie erfordert entsprechende Anpassungen. Die Jungen der Wale würden, an den bauchständigen Milchdrüsen saugend, ersticken. Hier ist die Zitze mit einem muskulösen Spritzapparat, das Junge aber mit einer röhrenförmigen Mundbildung versehen, durch die die zwischen Hautfalten gelegene Zitze umfaßt wird. So kann dem Säugling bei nur kurzem Aufenthalt unter Wasser reichlich Milch ins Maul gespritzt werden.

Wie die Loslösung vom Lande bei Hochseetieren, so hat auch bei manchen aus dem Wasser stammenden, aber dem Wasser entwöhnten Landtieren das Brutpflegebedürfnis wunderliche Anpassungen hervorgebracht. Schon der oben genannte Laubfrosch war ein Beispiel der Art. Es gibt Insektenarten, die ihre Eier in die bekannten Kannen von *Nepenthes* ablegen, und deren Larven, zumal Fliegenmaden, sich in dem an organischen Substanzen reichen Wasser entwickeln und daraus ernähren. Gewisse Laubfrösche legen ihre Eier in die Wasseransammlung ab, welche sich regelmäßig in den Blattquirlen südamerikanischer Bromeliaceen bilden, und dort entwickeln sich ihre Larven neben allerlei anderem Getier.

Wenn die Robben alljährlich zum Werfen ihrer Jungen sich auf fernen Eisfeldern oder Inseln, Seevögel sich auf Vogelbergen versammeln, wenn mit manchen anderen Fischen die Aale zum Laichen in die offene See hinaus, die Lachse aber stromaufwärts bis in die Gebirgsbäche wandern, so zeigt das alles, wie die Nichtanpassung der Fortpflanzungsweise an die neuen Lebensverhältnisse die Tiere immer wieder zu den alten Wohnplätzen, ins alte Medium zurückzwingt. Viele Beispiele erweisen, wie beim Übergange zu einer neuen Lebensweise die Tiere oft mit großer Zähigkeit in bezug auf Fortpflanzung und Brutpflege an alten Gewohnheiten festhalten. Das geschieht beim Übergange vom Land zum Wasser, vom Wasser zum Land, vom Meer zum Süßwasser und vom Süßwasser zum Meer.

Von der Entwicklung der Pflanzen und Tiere schließlich haben wir nur wenig zu sagen. In der Tat bieten ja z. B. die verschiedenen Entwicklungsstadien der Insekten eine reiche Fülle der bemerkenswertesten Anpassungen dar, aber sie haben wir an früheren Stellen besprochen. Hier mögen nur noch einige wenige Bemerkungen über den Einfluß des Wassers auf die Entwicklung im ganzen Platz finden. Nur das Wasser gestattet jene Art der Metamorphose, wie wir sie bei Meerestieren vielfach finden, wo primitive Laren von meist mikroskopischer Kleinheit ein planktonisches Leben führen. Augenscheinlich sind schon im Süßwasser die Bedingungen für diese Entwicklungsweise viel weniger erfüllt; im Bereich der Luft fehlen sie ganz.

Die Metamorphose, wie wir sie bei den Insekten haben, mit bereits hochentwickelten Larven, ist ja auch auf dem Lande allgemein. Was hier Besonderes hinzukommt, ist der amphibiotische Charakter dieser Metamorphosen bei den sich im Wasser entwickelnden Insekten. Während bei den Amphibien unter den Wirbeltieren keine plötzlichen, tiefgreifenden Umwandlungen den Übergang aus dem Wasser in die Luft begleiten, der ganz allmählich und ohne Schwierigkeiten geschieht, beobachten wir bei den Insekten teils funktionelle, teils morphologische Anpassungen, die nur für das glückliche Überstehen der kurzen Zeitspanne des Mediumwechsels, höchstens für Tage, meist nur für Stunden, bisweilen nur für Minuten bestimmt sind.

Die Schwierigkeit dieses Entwicklungsschrittes liegt darin, daß die Imago unbenetzt an die Oberfläche des Wassers kommen soll. Das Hauptmittel, sie zu überwinden, sind angesammelte Atemluftmassen. Bei oberflächlich lebenden Mückenpuppen (*Culex, Corethra*) bringen solche, zwischen der Puppenhülle und der Imago sich aufspeichernde Luftmassen die Hülle zum Platzen und schleudern zugleich die Mücke heraus, die dann, an der Oberfläche sitzend, ihr Chitinskelett erhärten läßt, wobei der ebenfalls mit Luft erfüllte Darm dem Körper die nötige Spannung

gibt. Mücken, deren Puppen in der Tiefe leben, wie z. B. *Simulium*, steigen in einer Luftblase an die Oberfläche. Bei Schmetterlingen sammelt sich Luft unter den Flügeln wie unter Fallschirmen an, infolgedessen schießt auch hier, sobald die Puppenhülle durch den Luftdruck gesprengt wird, das Tier an die Oberfläche. Es ist dabei von einem feinen, weißen, die Benetzung verhütenden Staub bedeckt.

Bei den Libellen, Eintagsfliegen und Steinfliegen (Perliden) kriechen die Larven an die Oberfläche und verlassen dann die letzte Larvenhaut. So steigen z. B. die großen Libellenlarven an Pflanzenstengeln empor und stecken zunächst den Vorderkörper aus dem Wasser heraus. An der Vorderbrust haben sich ein paar Stigmen gebildet, die nunmehr die Atmung übernehmen. Allmählich öffnet sich die Haut, das Tier kriecht hervor. Auch hier ist der Darm vor der Erhärtung des Skeletts mit Luft gefüllt. Die Ephemeriden haben ein sogenanntes Subimagostadium, auf dem das Insekt Flügel hat, doch erst noch eine Häutung durchmacht, bevor es fliegt. Im Unterschied von der eigentlichen Imago hat es einen Haarbesatz auf Körper und Flügeln, der vielleicht die Benetzung verhindert und so das Vorkommen dieser rätselhaften Zwischenstufe der Metamorphose erklärt.

Diese Auffassung, daß es sich um eine kurzfristige Übergangsanpassung handelt, wird bestärkt durch die merkwürdigsten Fälle auf diesem Gebiet, die wir bei Phryganiden finden. Es gibt da zwei Puppenstadien, ein in der Tiefe ruhendes und ein an der Oberfläche schwebendes, das letztere allerdings höchstens ein paar Stunden während. Diese zweite Puppe besitzt zunächst ein Paar messerscheidenförmige Kiefer, mit denen sie die Siebmembran der Puppenhülle durchschneidet. Sie besitzt weiter Beine mit verbreiterten Schienen und Fußgliedern, deren Ränder mit Borstenreihen besetzt sind. Damit schwimmt sie an die Oberfläche. Sie besitzt schließlich kleine Häkchen oder Knöpfchen am Rücken, mit denen sie sich am Oberflächenhäutchen des Wassers festhängt. In dieser Lage vermag dann unbenetzt die Imago die Puppenhaut zu verlassen. In Anbetracht der Kürze der Zeit, für welche diese komplizierten Gestaltungen da sind, ist dies eine der wunderbarsten Anpassungen, welche wir bei Wassertieren finden.

In der verwirrenden Fülle der Anpassungen an das Wasserleben, deren Besprechung wir hiermit abschließen, mag der Eindruck der grenzenlosen Mannigfaltigkeit den des Einheitlichen leicht verdecken und verwischen. Was trotz allem die Einheit herstellt, ist einerseits die allbeherrschende Eigenart des Mediums, andererseits die Gleichartigkeit der Grundbedürfnisse der Organismen, nach denen wir das Material geordnet haben. Besonders deutlich springt die Einheit in die Augen, wo Konvergenzen entstanden sind, um ähnliche Bedürfnisse auf ähnliche Weise zu befriedigen. Die Organisation eines Bartenwals, soweit sie durch das Wasser bestimmt wird, erscheint als ein Mosaikgebilde, an dem hier die eine, dort die andere Eigenschaft des Wassers umbildend gewirkt hat. Durch Betrachtung der Konvergenzen aber ordnen sich die Einzelzüge in große Zusammenhänge ein, durch die das Wasserleben ganz allgemein gekennzeichnet wird. Die Fischgestalt, die Flossen, die Atemröhre, welche von dem Kehlkopf an die Luft führt, der Seihapparat der Barten, gehören weit verbreiteten Typen hydrischer Organisationsweise an. Das Typische im Mannigfaltigen zu erkennen, wird das Hauptziel der monobiotischen Betrachtung der hydrischen Organismen sein müssen.

3. Übersicht der Organismengruppen des Wassers.

Nachdem vorstehend das Einzelleben der Tiere und Pflanzen im Wasser nach allgemeinen Gesichtspunkten geschildert worden ist, soll im folgenden ein kurzer Überblick der Gesamtheit dieser Organismen gegeben werden, eine Übersicht in systematischer Folge. Eine systematische Kennzeichnung findet nicht statt; sie wird als aus zoologischen und botanischen Lehrbüchern bekannt vorausgesetzt. Dagegen sollen die Pflanzen- und Tiergruppen hydrobiologisch gekennzeichnet werden, d. h. es soll für die größeren stammesgeschichtlichen Einheiten angegeben werden, wie das Wasser auf sie eingewirkt hat, welcherlei Beziehungen zum Wasser und insbesondere welche Anpassungen in ihnen hauptsächlich vorkommen. Damit dies in möglichst übersichtlicher Weise geschehen konnte, sind die Scheidelinien innerhalb des Systems zum Zweck der Hervorhebung der hydrobiologischen Zusammengehörigkeit zum Teil schärfer oder schwächer gezogen worden, als es in der Systematik geschieht, jedoch ohne Zerstörung der systematischen Anordnung. Derart sind 19 Hauptabteilungen mit einer Anzahl Untergruppen entstanden. Als wichtigste Merkmale kommen in Betracht: Die Zugehörigkeit zum Meer oder Süßwasser, die Arten der Lokalisation, wie planktonische, festsitzende Lebensweise u. dgl., demnächst die Art der Atmung, und weiter die Anpassungen in bezug auf Ernährung, Wahrnehmung, Schutz, Fortpflanzung und Entwicklung. Eine Nennung von niederen systematischen Einheiten, insbesondere Gattungen, findet überall statt, wo diese von besonderem Interesse zu sein schienen.

1. Spaltpilze.

Bakterien kommen arten- und individuenreich im Meere und Süßwasser planktonisch, vagil und sessil vor. Infolge der saprophytischen Ernährung vieler Arten spielen sie eine besondere wichtige Rolle im Stoffkreislauf der Gewässer. Infolge höchster Vermehrungsgeschwindigkeit sind sie imstande, günstige Ernährungsbedingungen durch Massenentwicklung auszunutzen. Dauerzustände befördern ihre allgemeine Verbreitung. Manche, z. B. Fäulnisbakterien, sind anaërob. In eisenhaltigem Wasser leben Eisenbakterien (z. B. *Crenothrix*, *Chlamydothrix*), in schwefelwasserstoffhaltigem Schwefelbakterien (z. B. *Beggiatoa*) und Purpurbakterien (z. B. *Chromatium*). Manche festgewachsene Arten, die fadenförmige Kolonien bilden (z. B. *Sphaerotilus* = *Cladothrix*) sind sehr bezeichnend für organische Abwässer. Von großer Bedeutung für den Stoffwechsel der Gewässer sind wahrscheinlich die denitrifizierenden Bakterien, welche Stickstoffverbindungen zersetzen, um Sauerstoff daraus zu gewinnen, und die nitrifizierenden Bakterien, welche autotroph lebend Ammoniak zu salpetriger Säure und diese zu Salpetersäure oxydieren.

2. Spaltalgen.

Schizophyceen (Cyanophyceen) leben im Meere und im Süßwasser, planktonisch (s. u.), sessil (z. B. *Rivularia*) oder vermöge langsamer Kriechbewegung vagil (z. B. *Oscillatoria*). Die planktonischen Formen färben zum Teil durch massenhaftes Auftreten das Wasser oder bilden an der Oberfläche Wasserblüten *(Trichodesmium*, *Clathrocystis)*. Ihre Schwebefähigkeit kann durch Gallertbildungen und Gasblasen erhöht werden. Gewisse Arten von Oscillatorien sind für Abwässer charakteristisch. Ihre Färbung ist unter Umständen vom Beleuchtungsgrade und daher von der Wassertiefe abhängig.

3. Niedere echte Algen.

Diese Gruppe umfaßt die sämtlichen pflanzlichen Flagellaten (*Phytoflagellata*), die Diatomeen, die Konjugaten und von den Chlorophyceen die *Protococcales*. Sie stellen bei weitem die Hauptmasse des pflanzlichen Planktons und die überwiegende Mehrheit der mikroskopischen Bodenflora. Auch pleustonisch kommen sie vor. Sie bewohnen, oft massenhaft, überall Süßwasser und Meer. Viele vermögen Zysten zu bilden und in Dauerzuständen ungünstige Zeiten zu überstehen.

a) Flagellata I: Phytoflagellata, Geißelpflanzen. Vermöge des Besitzes von Geißeln und oft von lichtempfindlichen roten Flecken (Augenflecken) sind sie besonders für das planktonische Leben geeignet. Sie bevölkern mit vielen Arten Süßwasser und Meer. Im Meere sind Coccolithophoriden und Peridineen ein Hauptbestandteil des Planktons. Die Peridineen, zum Teil auch Coccolithophoriden, sind vielfach durch Schwebefortsätze ausgezeichnet. Manche Arten, wie *Ceratium tripos* (Fig. 80), haben große Bedeutung für das Meerleuchten. Gewisse Arten oder Gattungen sind für bestimmte Lebensgemeinschaften besonders bezeichnend; z. B. im Süßwasser *Dinobryon*, *Euglena*, *Cryptomonas*, *Ceratium hirundinella* u. a., im Meere *Ceratium tripos* u. a.

b) Bacillariophyta (Diatomeae), Diatomeen, Kieselalgen. Auch diese stellen eine Hauptgruppe in allen planktonischen, aber ebenso in den benthonischen Lebensgemeinschaften im Meer und Süßwasser dar. Die planktonischen sind oft, zumal im Meere, durch ihre Gestalt, durch Bildung von Kettenkolonien oder durch Skelettfortsätze dem Schweben besonders angepaßt. Die am Boden lebenden sind vagil oder sessil, letztere oft zu Kolonien vereinigt. Charakteristische Planktonformen des Meeres sind *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceras*, *Biddulphia*, solche des Süßwassers *Asterionella*, *Melosira*, *Cyclotella*. Benthonisch sind häufig *Diatoma*, *Synedra*, *Navicula*, *Gomphonema*.

c) Conjugatae. Sie leben nur in Süßwasser und Brackwasser, zum Teil planktonisch, vorwiegend aber am Boden liegend oder vagil. Die Desmidiaceen sind besonders in Torfmooren häufig (*Closterium*, *Cosmarium*). Fadenförmig, Watten bildend ist *Spirogyra*.

d) Protococcales. Vorwiegend planktonisch im Süßwasser, weniger im Meere, doch auch am Boden lebend. Die Volvocaceae ähneln den grünen Phytoflagellaten im Besitz von Geißeln und Augenflecken, leben auch ähnlich, einzeln (*Chlamydomonas*) oder in Kolonien (*Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox*). Geißellose Süßwasserformen sind *Pediastrum*, *Hydrodictyon*, *Scenedesmus*.

4. Höhere Algen.

Hier werden die Grünalgen (mit Ausnahme der Protococcales), Braunalgen und Rotalgen, welche, zum großen Teil makroskopisch erkennbar, in Meer und Süßwasser auf festen Unterlagen leben, selten frei treiben, zusammengefaßt, d. h. der Rest der Chlorophyceen, die Charophyten, Phaeophyceen und Rhodophyceen. Ihre Atmung und Ernährung geschieht osmotisch durch die Oberfläche des Thallus, ihre Fortpflanzung durch flagellatenartige Schwärmer. Sie stellen im Meere der Menge und Größe nach die Hauptmasse der „Wasserpflanzen" im gewöhnlichen Sinne des Wortes, d. h. der bodenständigen Macrophyten dar, da neben ihnen nur die Seegräser eine Rolle spielen. Im Süßwasser meist klein und unscheinbar, treten sie hinter den phanerogamen und gefäßkryptogamen Wasserpflanzen an Auffälligkeit meist zurück.

a) Chlorophyceae (mit Ausnahme der Protococcales), Grünalgen. Bekannte Gattungen des Meeres sind: *Ulva*, *Enteromorpha*, *Valonia*, *Cladophora*, *Caulerpa*; solche des Süßwassers: *Ulothrix*, *Chaetophora*, *Oedogonium*, *Cladophora* (makroskopische Hauptgattung), *Vaucheria* und die isoliert stehende, schwebende Watten bildende *Conferva* (= *Tribonema*).

b) Charophyta, Armleuchtergewächse. Im Süß- und Brackwasser lebend, meist in tieferen Zonen der Seen in wiesenartigen Beständen (*Nitella*, *Chara*).

c) Phaeophyceae, Braunalgen. Sie leben im Meere, wo sie namentlich in der Nähe der Niedrigwassergrenze massenhaft vorkommen, nur wenige im Süßwasser. Bekannte Gattungen sind: *Ectocarpus*, *Laminaria*, *Macrocystis*, *Fucus*, *Cystosira*, *Sargassum*.

d) Rhodophyceae, Rotalgen. Im Meere, weniger im Süßwasser. Bekannte Gattungen: *Batrachospermum* (Süßwasser), *Plocamium*, *Delesseria*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Melobesia*, *Corallina*, *Lithothamnium*. Die hierher gehörigen Kalkalgen (dazu die drei letztgenannten) beteiligen sich stark am Aufbau von Korallenriffen.

5. Echte Pilze.

Die *Eumycetes* (*Fungi*, echte Pilze) spielen eine geringe Rolle in der Flora des Süßwassers. Sie leben festsitzend, saprophytisch oder parasitisch, so z. B. *Leptomitus* in Abwässern von Zucker-, Stärke- und Spritfabriken, in fließendem Wasser, *Saprolegnia* auf Fischen, abgestorbenen Insekten u. dgl., *Laboulbenia* parasitisch auf Wasserkäfern.

6. Flechten.

Einige wenige Arten leben im Wasser, insbesondere an seiner Grenze gegen die Luft, z. B. in der Spritzwasserzone starker Brandungen oder in Gebirgsbächen (*Verrucaria*, *Lichina*).

7. Gefäßpflanzen.

In ihrer weit überwiegenden Mehrzahl Landpflanzen entsenden die Gefäßpflanzen nur eine kleine Zahl von Gattungen und Arten ins Süßwasser, nur ganz vereinzelte ins Meer. Diese ernähren sich ohne wesentliche Mitwirkung der Wurzeln, wenige karnivor. Habituell und anatomisch sind sie vielfach dem Wasserleben angepaßt. Spaltöffnungen fehlen mehr oder weniger oder sind umgeordnet, große Interzellularräume fördern den Gasaustausch im Inneren. Mechanisches Gewebe und Gefäße sind mehr oder weniger zurückgebildet. Palisaden- und Schwammparenchym sind bei untergetaucht lebenden nicht differenziert. Die Unterwasserblätter sind oft fein zerteilt oder bandförmig. Die Blattgestalt wechselt oft bei einer und derselben Pflanze stark je nach der Lage des Blattes zum Wasser und der Wasserbewegung. Oft sind auch die Fortpflanzungsweisen dem Wasserleben angepaßt. Es kommen Winterknospen vor. Die meisten sind vermöge von Wurzeln sessil, eine Anzahl ist pleustonisch, einige werden auch als planktonisch bezeichnet.

a) Bryophyta und Pteridophyta. Die Hauptrolle spielen die Laubmoose, z. B. *Sphagnum*, die Charaktergattung der Torfmoore, kalkfeindlich, durch merkwürdigen Bau der Blätter zur Wasserspeicherung befähigt und dadurch gegen Austrocknungsgefahr geschützt, *Fontinalis*, die Hauptgattung fließender Gewässer, *Hypnum* in Sümpfen. Selten sind die Lebermoose der Gattung *Riccia* und die Farne *Salvinia* und *Isoëtes*, von denen die ersten beiden pleustonisch leben, die letzte mit binsenartigen Blättern am Grunde.

b) Monocotyledoneae. Hierher gehört die große Mehrzahl der „Wasserpflanzen" des Süßwassers im gewöhnlichen Sinne des Wortes, dazu einige marine Arten. Die wesentlichen Gattungen mögen hier aufgeführt werden. *Sparganium* (Igelkolben), *Potamogeton* (Laichkraut) mit vielen Arten. Nahe verwandt die Seegräser *Zostera* und *Posidonia*. *Najas* (Nixkraut), *Sagittaria* (Pfeilkraut), *Alisma* (Froschlöffel), *Butomus* (Blumenbinse). Zur Familie der *Hydrocharitaceae* gehören *Stratiotes* (Wasseraloë), *Hydrocharis* (Froschbiß), die viel in Aquarien gehaltene *Vallisneria* und die aus Amerika eingeschleppte *Helodea* (Wasserpest), *Wolffia* und *Lemna* (Wasserlinsen).

c) Dicotyledoneae. Hier kommen hauptsächlich vereinzelte Gattungen aus zahlreichen Familien in Betracht. Von Süßwasserpflanzen z. B. die Seerosen *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria*, *Nelumbo* (Lotosblume). Ferner die freischwimmenden Arten von *Ceratophyllum* (Hornkraut), einzelne Arten von *Ranunculus* (Hahnenfuß), *Callitriche* (Wasserstern), *Trapa* (Wassernuß), *Myriophyllum* (Tausendblatt), *Hippuris* (Tannenwedel), *Hottonia* (Wasserfeder), das seerosenähnliche *Limnanthemum* (Seekanne) und die öfter genannte fleischfressende *Utricularia* (Wasserschlauch). Für die Watten der Meeresküste ist *Salicornia*, der Queller, bezeichnend. Von tropischen Charakterpflanzen sind die ebenfalls ins Salzwasser gehenden Mangrovepflanzen, besonders *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Avicennia* und *Sonneratia* sowie die in Katarakten von Strömen lebenden Podostemonaceen (Fig. 45) mit ihren merkwürdigen Anpassungen zu erwähnen.

8. Einzellige Tiere (Protozoen).

Protozoen leben im Meere und Süßwasser, teils planktonisch, teils benthonisch, viele festsitzend. Alle ihre Lebensäußerungen haben mehr oder weniger das Wasser als unumgängliche Bedingung. Ihre Bewegungsorgane, Pseudopodien, Geißeln oder Wimpern, sind nur im Wasser möglich. Die Ernährung und Wahrnehmung findet durch ebensolche Gebilde statt. Gegen Austrocknung und Erfrieren sind viele durch Dauerzustände (Zysten) geschützt. Festsitzende und parasitische Formen haben oft planktonische Schwärmstadien in der Entwicklung. Protozoen finden sich im Wasser allerorten und in allen Gemeinschaften. In der planktonischen und festsitzenden Lebewelt spielen sie oft eine hervorragende Rolle.

a) Flagellata II: Zooflagellata, Geißeltiere. Sie leben im ganzen ähnlich den Geißelpflanzen, nur ernähren sie sich nicht autotroph. Außer planktonischen gibt es festsitzende, auch koloniebildende. In faulendem Wasser, wie in Aufgüssen (Infusionen) und Abwässern sind sie besonders häufig, oft massenhaft. *Noctiluca* ist bekannt als Erzeugerin von Meerleuchten.

b) Amoebozoa. Sie leben meist am Boden, wenige Foraminiferen planktonisch mit Schwebeanpassungen, wie die durch ausgedehnte Tiefseeablagerungen bekannte *Globigerina*. Die Foraminiferen sind die wichtigste Gruppe der marinen Bodenprotozoen.

c) Heliozoa, Sonnentierchen. Frei oder festsitzend, stets aber fast bewegungslos, leben sie fast nur im Süßwasser.

d) Radiolaria. Nur im Meere lebend, wo sie die wichtigste Gruppe der Planktonprotozoen darstellen. Durch Gallertmasse, Stacheln, Fetttröpfchen, Ölkugeln u. a. sind sie dem Schweben angepaßt. Man findet sie in allen Tiefen, vorwiegend aber nahe der Oberfläche.

e) Ciliata, Wimperinfusorien. In Süßwasser und Meer freilebend oder festsitzend, spielen die Ciliaten zumal in Kleingewässern eine sehr wesent-

liche Rolle. Besonders häufig sind sie auch in faulendem Wasser als „Saprozoen", so in Aufgüssen und Abwässern. Im Meere sind die gehäusebildenden Tintinnen ein wichtiger Bestandteil des Planktons.

f) Suctoria, Sauginfusorien. Festsitzend, selten planktonisch, stets jedoch planktonische Schwärmer erzeugend leben sie im Süßwasser und Meere von planktonischer, den Saugfortsätzen anhaftender Nahrung. Einige sind gute Abwasseranzeiger.

9. Schwämme.

Die Spongien *(Porifera)* leben im Meere, nur eine Familie *(Spongillidae)* im Süßwasser. Sie sind meist festsitzend. Wenige liegen lose auf dem Boden, viele aber *(Triaxonida*, auch *Tetraxonida)* wurzeln mit Skelettfortsätzen im Boden. Ernährung und Atmung geschehen vermöge eines Wasserstromes, der von den Geißelzellen der Geißelkammern erregt und dessen Gehalt an Plankton, Detritus und Gasen (auch gelösten Nährstoffen?) in den Geißelkammern ausgenutzt wird. Die Elastizität horniger Skelette bei vielen Cornacuspongien des flacheren Wassers darf vielleicht gegenüber der Starrheit und Zerbrechlichkeit des Skeletts der in tiefem Wasser lebenden „Glasschwämme" als Anpassung an die Wasserbewegung angesehen werden. Die Süßwasserschwämme, auch manche des Meeres, besitzen in den Gemmulae Dauerzustände. Stets, auch bei Süßwasserschwämmen *(Spongilla, Ephydatia)* sind planktonische Larven mit mehr oder weniger gleichförmiger Bewimperung vorhanden. Bei arktischen Arten kann Brutpflege vorkommen. Von den fünf Ordnungen leben die Kalkschwämme *(Calcarea)* meist in flachem Wasser, die Glasschwämme *(Triaxonida)* in großen Tiefen, die *Tetraxonida*, *Cornacuspongida* und *Dendroceratida* vorwiegend in mäßigen Tiefen. Die Schwämme stellen einen der wichtigsten Bestandteile der festsitzenden Meeresfauna dar.

10. Hohltiere.

Die Coelenteraten leben im Meere, nur wenige Hydrozoen im Süßwasser. Die Hauptmasse ist festsitzend, viele haben aber planktonische Generationen (Medusen) oder sind rein planktonisch (Siphonophoren, Ctenophoren u. a.). Sie pflegen gleichmäßig bewimperte planktonische Larven (Planulae) zu besitzen. Die festsitzenden bilden oft große Kolonien von meist kleinen, auf Planktonnahrung angewiesenen Individuen, wie z. B. die Steinkorallen. Die Ernährung geschieht meist durch Tastfang vermittels Tentakeln.

a) Hydrozoa. Sie leben meist im Meere, nur wenige *(Hydra, Cordylophora, Limnocnida* u. a.) im Süßwasser, die Polypen festsitzend, die Medusen und Röhrenquallen (Siphonophoren) planktonisch, durch gallertigen Körper und letztere noch durch besondere Schwebeanpassungen, Ölbehälter, Luftbehälter, Schwimmglocken, dazu geeignet. Zum Teil sind sie pleustonisch *(Physalia, Velella, Porpita)*. Ein planktonischer Hydroidpolyp *(Pelagohydra)* und einige kriechenden Medusen sind bekannt. Die Hydroidpolypen leben vorwiegend in flachem Wasser und gehören zu den häufigsten festsitzenden Tieren in allen Meeren. Von ihnen beteiligen sich die kalkigen Milleporiden am Aufbau der Korallenriffe.

b) Scyphozoa. Meist größere Medusen, planktonisch im Meere, in Generationswechsel mit unscheinbaren solitären Polypen (Scyphistoma), nur wenige dauernd festsitzend (Lucernarien). Einige leuchten *(Pelagia)*.

c) Anthozoa. Fast ausnahmslos festsitzend, besonders in wärmeren Zonen reich entwickelt. Planktonisch leben, von den Larven abgesehen, nur

einige Aktinien. Aus den Kalkskeletten der Steinkorallen *(Madreporaria)* bauen sich hauptsächlich die Korallenriffe auf. Während die Nahrung der kleineren, wie fast aller anderen Coelenteraten, planktonisch ist, leben die größeren (Aktinien) von benthonischer oder nektonischer Beute.

d) Ctenophora, Rippenquallen. Zarteste Planktonten, mit Reihen von Wimperplättchen schwimmend, mit Tentakeln oder dem Munde Nahrung fangend, ohne Flimmerlarven. Sie leben in allen Meeren.

11. Niedere Würmer.

Die Scolecida, um die es sich hier handelt, sind morphologisch und biologisch derartig vielgestaltig, daß innerhalb dieser Gruppe alle möglichen Arten des Vorkommens und der Lebensweise zu finden sind und eine allgemeine hydrobiologische Kennzeichnung nicht möglich ist.

a) Turbellaria, Strudelwürmer. Hydrisch bedingt ist das allgemeine Wimperkleid des Körpers, welches die gleitende Fortbewegung ermöglicht. Planktonische Larven kommen nur bei manchen Polycladen des Meeres vor (Müllersche Larve). Einige Polycladen leben planktonisch. Gewisse Tricladen (Planarien) gehören zu den charakteristischsten Tierformen des fließenden Süßwassers.

b) Rotatoria, Rädertierchen. Die vorwiegend planktonischen oder vagilen, doch stets schwimmfähigen Tiere sind besonders durch den Wimperapparat am Vorderende, dessen Bewegung an die Drehung von Rädern erinnert, als Hydrobionten gekennzeichnet. Ein Vorderabschnitt dieses Apparates dient dem Schwimmen, ein hinterer der Nahrungszufuhr. Meist ermöglicht am Hinterende ein schwanzartiger Fuß mit zwei „Zehen" und Klebdrüsen eine vorübergehende Anheftung. Manche Arten sitzen dauernd fest, bauen auch Gehäuse und bilden zum Teil Kolonien. In der Fortpflanzung lassen sich Dauer- und Subitaneier unterscheiden, und es kommt Generationswechsel vor. Einige Arten können Austrocknung ertragen. Man darf wohl in diesen Merkmalen Anpassungen an das Leben in kleinen Gewässern sehen. Die große Mehrzahl lebt im Süßwasser, wo sie neben den niederen Crustaceen den Hauptbestandteil des Tierplanktons ausmachen.

Nahe verwandt sind die ebenfalls vorwiegend im Süßwasser lebenden Gastrotrichen.

c) Nematodes. Fadenwürmer. Unter den parasitischen Arten dieser Gruppe gibt es zahlreiche, bei deren Wirtswechsel das Wasser eine Rolle spielt, sei es unmittelbar als Überträger oder dadurch, daß Wassertiere, z. B. niedere Krebse oder Mückenlarven, zeitweise ihre Wirte sind. Ferner gibt es im Süßwasser wie im Meere viele Arten meist mikroskopisch kleiner, freilebender Fadenwürmer, z. B. aus der Gattung *Dorylaimus*. Die mit bloßem Auge erkennbaren Tiere der Gattung *Mermis* leben in der Jugend parasitisch, später frei am Grunde der Gewässer. Von besonderen Anpassungen an das Leben im Wasser ist die Fähigkeit mancher Arten, Austrocknung zu ertragen, erwähnenswert.

Den Nematoden verwandt sind die ähnlich wie Mermis lebenden Nematomorpha mit dem fadendünnen, bis 90 cm langen *Gordius aquaticus*.

d) Nemertini, Schnurwürmer. Sie leben mit wenigen Ausnahmen im Meere. Ihre Körperoberfläche ist mit Wimpern bedeckt. Die meisten kriechen am Boden, wenige sind planktonisch. Unter diesen gibt es Tiefseeformen *(Pelagonemertes)*. Die Nemertinen haben zum Teil planktonische Larven, von hutförmiger Gestalt, mit zwei seitlich herabhängenden Lappen (Pilidium).

e) Kleine Gruppen. Außer den schon erwähnten Gastrotrichen und Nematomorphen sind die mikroskopisch kleinen, am Meeresboden oder auf Algen lebenden Kinorhynchen *(Echinoderes)* zu erwähnen. Wichtiger sind die Entoprocten, festsitzende unscheinbare Tiere mit Tentakelkranz, meist im Meere lebend *(Pedicellina)*, nur eine Gattung *(Urnatella)* im Süßwasser. Sie haben planktonische Larven mit Wimperkranz und Wimperschopf. Es sei ferner hier daran erinnert, daß bei den parasitischen Trematoden, Cestoden und Acanthocephalen planktonische Larvenstadien vorkommen können.

12. Höhere Würmer.

Die Anneliden oder Ringelwürmer sind in der Hauptsache Meeresbewohner, nur die Oligochäten und die von ihnen abgeleiteten Hirudineen leben, wenn nicht auf dem Lande, größtenteils im Süßwasser. Die meisten sind kriechende Bodentiere, wenige dauernd, einige vorübergehend planktonisch, keine eigentlich festsitzend, doch viele in Röhren lebend und damit so gut wie festsitzend, oder in den Boden eingebohrt. Bei den marinen Formen kommen planktonische Larven vom sogenannten Trochophoratypus vor.

a) Polychäten und Verwandte. Fast ausnahmslos marin. Süßwasserformen u. a. im Baikalsee. Viele haben oberhalb der borstentragenden Parapodien Kiemen, die sich manchmal (*Arenicola*) auf die mittlere Körperregion, bei festsitzenden Arten auf das Vorderende beschränken. Auch die Tentakel können Kiemenfunktion haben. Gewöhnlich am Boden lebend, frei kriechend (z. B. *Nereis*) und auch schwimmend, oder im Boden *(Arenicola)*, zum großen Teil aber in dauernd bewohnten Röhren aus horniger Membran, Kalk, Femdkörpern u. a. *(Terebella, Serpula, Spirorbis)*. Diese gewissermaßen festsitzenden Tiere *(Sedentaria)* besitzen für den Nahrungsfang einen im Wasser ausgespreizten Tentakelkranz. Wenige leben dauernd (Alciopiden, Tomopteriden), andere vorübergehend zur Zeit der Geschlechtsreife pelagisch und sind dann zum Teil am Hinterleib mit Schwimmborsten versehen. Bei anderen tritt ein Generationswechsel mit freischwimmender Geschlechtsform auf. Beim Palolowurm (*Eunice viridis*, Fig. 54) reißt die hintere, Geschlechtsprodukte tragende Körperhälfte ab und lebt kurze Zeit pelagisch. Die planktonischen Larven, obwohl alle von der Trochophora ableitbar, sind von großer Mannigfaltigkeit, infolge der wechselnden Art und Stärke ihrer Bewimperung, der Ausbildung von larvalen Borsten und Körperanhängen, der Ausscheidung von Gallerthülsen usw.

An die Polychäten schließen sich die Echiuroideen und Sipunculoideen an, beide im weichen Meeresboden lebend, mit trochophoraähnlichen Larven.

b) Oligochäten und Hirudineen. Von Landformen abgesehen leben beide Gruppen — die zweite ist von der ersten abzuleiten — vorwiegend im Süßwasser. Besondere Anpassungen an das Wasser, wie Kiemenanhänge, sind selten *(Alma, Dero)*. Die Atmung geschieht bei den meist kleinen Würmern gewöhnlich durch die Haut, bei Tubificiden und Naididen ist auch Darmatmung vorhanden. Schlängelung, wohl zur Bewirkung von Wasserwechsel, findet sich bei ersteren wie auch manchen Egeln. Auch schwimmen manche Egel *(Herpobdella)* schlängelnd. Der Fischegel *Piscicola* hat eine charakteristische Lauerstellung zum Zweck der Wirtsgewinnung. Planktonische Larven kommen nicht vor.

13. Weichtiere.

Von den Mollusken leben die Hauptgruppen der Gastropoden und Lamellibranchiaten auch im Süßwasser, alle anderen nur im Meere. Sie

sind benthonisch, nektonisch, planktonisch oder auch in einzelnen Fällen pleustonisch. Meist ist die Art der Lokalisation für größere Gruppen, Ordnungen oder Unterordnungen charakteristisch. Festsitzende kommen nur vereinzelt, hauptsächlich bei den Muscheln, einige bei den Schnecken vor. Die Ernährung ist nur bei den Muscheln eine spezifisch hydrische. Die Atmung ist fast stets eine hydrische, meist vermöge besonderer Organe (Kiemen), nur bei den auf das (Land und) Süßwasser beschränkten Lungenschnecken eine aërische. Die Entwicklung geschieht bei der Mehrzahl der Meeresformen (Gastropoden, Lamellibranchiaten, Amphineuren) über trochophoraähnliche planktonische Larven, bei Süßwasserarten nur ganz ausnahmsweise *(Dreissena)*.

a) Amphineuren. Die Tiere leben ausschließlich im Meere. Die Placophoren oder Käferschnecken — von den seltenen Solenogastres können wir absehen — heften mit breiter Sohle ihren flach gewölbten Körper dem Gestein an und bewegen sich langsam vom Ort. Die fiederförmigen Kiemen stehen in zwei Reihen rechts und links unter dem Mantel. Die Larven haben einen Wimperschopf und einen präoralen Wimperkranz.

b) Gastropoda, Schnecken. Im Meere wie im Süßwasser einer der wichtigsten Bestandteile der benthonischen Fauna, haben sie auch zwei planktonische Gruppen, die Pteropoden oder Flügelschnecken mit flügelförmigem Fuß, die Heteropoden oder Kielschnecken mit kielförmigem, beide mit mehr oder weniger rückgebildeter Schale, hervorgebracht. Pleustonisch an der Meeresoberfläche leben *Janthina* (Fig. 61) und *Glaucus*. Während Prosobranchier und Opisthobranchier durch Kiemen, letztere auch oft nur durch kiemenartige Hautauswüchse atmen, sind die Pulmonaten zur Luftatmung an der Wasseroberfläche übergegangen. Die Larven der Meeresschnecken haben meist einen flügelartig entwickelten Wimperapparat, nach dem sie Veligerlarven genannt werden. Die Süßwasserschnecken entbehren der planktonischen Larven, nicht nur die Pulmonaten *(Limnaea, Planorbis, Ancylus, Physa)*, sondern auch die Prosobranchier *(Viviparus, Bithynia, Valvata)*. Wenige Meeresschnecken leben festsitzend. Die Opisthobranchier sind rein marin, ausgenommen eine Art im Baikalsee.

Im Anschluß an die Schnecken seien die Scaphopoden nur kurz erwähnt, die mit erhobener elephantenzahnförmiger Schale *(Dentalium)* im Meeresboden kriechen.

c) Lamellibranchiata, Muscheln. Ähnlich den Schnecken bewohnen sie in der Hauptsache das Meer, spielen aber auch mit wenigen Gattungen *(Unio, Anodonta, Sphaerium, Pisidium, Dreissena)* im Süßwasser eine Rolle. Außer der Atmung durch die meist blattförmigen Kiemen, ist auch ihr Nahrungserwerb ein eigentlich hydrischer, indem durch Wimperbewegung auf den Kiemen ein Wasserstrom im Mantelraum erzeugt wird, der, oft durch einen besonderen Sipho ein-, durch einen zweiten austretend, schwebende Nährstoffe zur Mundöffnung leitet. Diese Ernährungsweise ermöglicht auch feste Ansiedelung, die teils durch Byssusfäden (*Mytilus*, Miesmuschel), teils durch Anwachsen der Schale (*Ostrea*, Auster), teils durch Einbohren in Holz und Stein (*Teredo*, „Schiffsbohrwurm") bewirkt wird. Einige Muscheln vermögen etwas zu schwimmen *(Pecten)*, eine lebt planktonisch, deren Schale bleibt kalkfrei. Planktonische Larven sind im Meere die Regel. Von den Süßwassermuscheln besitzt sie nur *Dreissena*, während die Unioniden eine sekundäre Larvenform mit besonderen Anpassungen, das Glochidium, haben.

d) Cephalopoden, Tintenfische. Diese ausschließlich marinen Mollusken höchster Entwicklungsstufe leben teils benthonisch, teils pelagisch. Die nektonische Bewegungsweise, die auch bei Bodenarten mehr oder weniger ermöglicht zu sein pflegt, geschieht teils durch Wasserausstoßen vermöge des Trichters, teils durch den Schlag seitlicher Flossen, teils wohl auch unter Mitwirkung der oft zwischen den Armen entwickelten schwimmhautartigen Verbindungen. Bei *Nautilus* und *Spirula* wirken wohl die Luftkammern der spiraligen Schale als hydrostatischer Apparat. Die Atmung geschieht durch vier *(Nautilus)* oder zwei Kiemen. Die Schale ist bei den Zweikiemern zu einem leichten kalkigen oder hornigen Schulp zurückgebildet oder ganz geschwunden, ähnlich wie bei anderen pelagischen Mollusken. Planktonische Larven fehlen. Bei *Argonauta* werden die männlichen Geschlechtsprodukte mittels des sich ablösenden und vielleicht freischwimmenden hektokotylisierten Armes übertragen. Tiefseearten können Leuchtorgane und „Teleskopaugen" besitzen.

14. Tentaculaten.

Sie leben meist im Meere, nur Bryozoen kommen auch im Süßwasser vor. Fast durchweg sind sie festsitzend, nur wenige in geringem Maße beweglich, wie die Süßwasserbryozoe *Cristatella*. Ihr Nahrungserwerb geschieht durch mit Wimpern besetzte Tentakel, an denen entlang schwebende Stoffe zur Mundöffnung gestrudelt werden. Ihre Entwicklung geht über planktonische Larven. Bei den Süßwasserformen kommen sessile und pleustonische Dauerstadien (Statoblasten) vor. Die Tentaculaten sind somit eine biologisch sehr einheitliche, in allen wesentlichen Lebensäußerungen deutlich hydrisch bestimmte Tiergruppe.

a) Phoronidea. Röhrenbewohnende Meerestiere von geringer Bedeutung. Doch erscheint ihre Larve mit charakteristischem Lappenkranz (Actinotrocha) oft im Plankton.

b) Bryozoa, Moostierchen. In der großen Mehrzahl im Meere lebend, kommen sie doch ähnlich den Spongien und oft in deren Gesellschaft mit einigen Gattungen (z. B. *Plumatella*, *Cristatella*, *Paludicella* u. a.) im Süßwasser vor. Ihre planktonischen Larven tragen eine zurückziehbare Scheitelplatte mit Wimpersaum und einen Wimperkranz. Eine charakteristische Erscheinung im marinen Plankton ist die Cyphonauteslarve von *Membranipora*, in der Seitenansicht dreieckig und in zwei Klappen eingeschlossen. Die Süßwasserformen erzeugen durch innere Knospung Dauerstadien, die Statoblasten. In der Bodenfauna des Meeres spielen die Bryozoen eine beträchtliche Rolle.

c) Brachiopoda, Armfüßler. Sie sind mit ihren wenigen Arten auf das Meer und da meist auf bestimmte Örtlichkeiten beschränkt, gewöhnlich in tieferem Wasser. Mit einem Stiel oder auch mit einer der muschelartigen Schalen festsitzend tragen sie ihre Tentakel an zwei spiraligen Mundarmen. Ihre planktonischen Larven besitzen eine Scheitelplatte und einen Wimperkranz.

15. Gliederfüßler.

Diese morphologisch und stammesgeschichtlich sehr einheitliche Hauptabteilung des Tierreiches ist, hydrobiologisch betrachtet, äußerst vielgestaltig. Bis zu einem gewissen Grade ist jedoch eine hydrobiologische Kennzeichnung möglich, wenn man zwei Hauptgruppen, Wasseratmer und Luftatmer, unterscheidet. Allerdings kommen dabei manche Jugendformen in die eine Gruppe, während die Erwachsenen in der anderen stehen.

Die Wasseratmer leben im Meere und im Süßwasser, planktonisch, nektonisch, pleustonisch und benthonisch. Selten sind festsitzende (Cirripedien) oder in festsitzenden Gehäusen lebende (viele Insektenlarven und -puppen). Für die Atmung sind Organe (Kiemen, Tracheenkiemen) vorhanden, oder sie fehlen bei kleineren Formen. Die Ernährung geschieht in der Mehrzahl der Fälle nicht auf spezifisch hydrische Weise, bei den festsitzenden und manchen kleineren Formen jedoch durch Strudelung und Seihung mittels beweglicher Gliedmaßen. Schutz gegen Austrocknung und Vereisung geschieht bei manchen durch Dauerstadien. Planktonische Larven finden sich sehr verbreitet.

Die Luftatmer kommen nur im und auf dem Süßwasser, seltene Ausnahmen *(Halobates)* auf der Meeresoberfläche vor. Sie sind fast nie planktonisch oder festsitzend. Viele halten sich nur vorübergehend im Wasser auf, die Pleustonten bleiben zum Teil dauernd und vollständig über der Wasseroberfläche. Mit wenigen Ausnahmen müssen sie alle von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommen. Zur Atmung dienen ihnen Tracheen oder verwandte Bildungen. Ihre Ernährung geschieht selten auf eigentlich hydrische Weise, etwa durch Strudelung. Viele haben wasseratmende Larven.

a) Crustacea, Krebstiere. Alle größeren Abteilungen der Krebse, mit Ausnahme der festsitzenden Cirripedien bewohnen sowohl das Meer wie das Süßwasser, doch in verschiedenem Zahlenverhältnis. So sind z. B. die Phyllopoden im Meere seltener, die Schizopoden selten im Süßwasser, die Malacostraken im Meere in mehr Gruppen zerspalten als im Süßwasser. Planktonisch leben vor allem Phyllopoden (Cladoceren) und Copepoden, auch Ostracoden, benthonisch vagil fast aus allen Gruppen gewisse Arten, aus mehreren die Mehrzahl, wie z. B. Isopoden, Amphipoden und Decapoden, sessil (von Parasiten abgesehen) die Cirripedien. Rein nektonische Arten gibt es wenig, doch viele Bodentiere mit hochentwickelter Schwimmfähigkeit, die gewissermaßen nur lose an den Boden gebunden sind, ebenso wie gut schwimmende größere Planktonten. Als rudernde Schwimmorgane dienen Antennen, Beine oder Abdomen. Die Atmung, sofern sie nicht, wie oft bei kleinen Formen, durch die Haut bewirkt wird, geschieht durch Kiemen, die blatt-, polster- oder fiederförmig an oder in der Nähe von Beinen zu liegen pflegen. Bei den festsitzenden Cirripedien (Rankenfüßlern) sind die Beine des Hinterleibes zum Fang schwebender und treibender Nahrung ausgebildet. Weitere Anpassungen an die festsitzende Lebensweise bestehen in einem starken Kalkpanzer, Hermaphroditismus und planktonischen Larven, die allerdings auch sonst vorkommen. Anpassungen an die planktonische Lebensweise finden sich besonders in Gestalt von Schwebefortsätzen, solche an die Tiefsee in roten Farbtönen, Teleskopaugen und Leuchtorganen, solche an das Leben im Süßwasser in Dauerstadien z. B. bei Cladoceren. Planktonische Larven treten in Gestalt des Nauplius bei niederen Krebsen auf, bilden schon dort allerlei davon abgeleitete Formen und gestalten sich bei höheren Malacostraken zu allerlei Formen (Zoëa u. a.) mit Schwebanpassungen um. — Die Crustaceen sind vielleicht diejenige Tiergruppe, welche am allgemeinsten und gleichförmigsten in außerordentlicher Formenfülle alle Gewässergruppen und alle Lebensbezirke beherrscht.

b) Pantopoden, Asselspinnen. Marine benthonische Tiere von geringer Bedeutung im Leben des Wassers.

c) Arachnoidea, Spinnentiere. Abgesehen von einigen Spinnen, die ins Süßwasser gehen, wie die durch ihre Luftglocken bekannte *Argyroneta aquatica*, leben nur gewisse Milbengruppen im Wasser. Im Süßwasser die besonders kleine pflanzenreiche Gewässer bewohnenden Hy-

drachniden, im Meere die Halacariden. Anpassungen an das Leben im Wasser kommen in Gestalt von borstenbesetzten Schwimmbeinen vor. Die Atmung geschieht, wenn nicht durch Tracheen, durch die Haut.

d) Tardigraden, Bärtierchen. Sie leben im Feuchten oder im süßen und salzigen Wasser. Eine charakteristische Anpassung an das Leben in Grenzbezirken zwischen Wasser und Luft liegt in der Fähigkeit, Austrocknung zu ertragen.

e) Eutracheata. Von den zum Teil die Wasseroberfläche des Süßwassers bewohnenden Springschwänzen aus der Gruppe der *Apterygogenea* abgesehen (z. B. *Podura*), handelt es sich hier nur um die Insekten, die dem Meere fehlen, ausgenommen die an der Oberfläche tropischer Meere lebende Wanzengattung *Halobates*. Die Insekten bewohnen besonders die kleinen Binnengewässer und die Uferzonen, aber auch den Boden und selbst das freie Wasser der großen. Erwachsene kommen nur aus wenigen Gruppen, hauptsächlich den Wanzen und Käfern vor, Larven jedoch aus vielen, nämlich Plecopteren, Odonaten, Ephemeriden, Neuropteren, Trichopteren, Dipteren, Rhynchoten und Coleopteren, selten Lepidopteren und Hymenopteren. Äußerst mannigfaltig sind die Anpassungen an das Wasserleben. Die Bewegung wird oft durch Ruderorgane, besonders Beine, seltener durch andere Mittel des Schwimmens bewirkt. Wenige Arten *(Corethra*-Larven) leben eigentlich planktonisch, eine Anzahl *(Gerris, Gyrinus)* pleustonisch mit entsprechenden Anpassungen, einige als Larven und Puppen in festsitzenden Gehäusen (Phryganiden, Simulien, Chironomiden). Die Atmung geschieht oft durch Tracheen an der Oberfläche oder vermöge irgend welcher Hilfseinrichtungen unter Wasser, häufig durch Tracheenkiemen, selten durch Blutkiemen. Ernährungsanpassungen an das Wasser, wie z. B. Seihapparate, gibt es nur vereinzelt (Mückenlarven), Schutzanpassungen an strömendes Wasser häufig. Für die Fortpflanzung sind Laiche von verschiedenartiger Anpassung charakteristisch. Die Entwicklung ist, wie gesagt, durch ausgesprochen aquatisch differenzierte Larven gekennzeichnet. Das Insektenleben spielt eine sehr bedeutende Rolle im Leben des Süßwassers.

16. Stachelhäuter und Verwandte.

Die Echinodermen, denen wir die Enteropneusten anschließen, sind ausnahmslos Meerestiere und fast ausnahmslos *(Pelagothuria*, Fig. 63, planktonisch) Bodentiere. Eine der fünf Ordnungen, die der Crinoiden, hat fast ausnahmslos festsitzende Mitglieder, die übrigen Stachelhäuter kriechen auf dem Boden vermittels der mit Wasser füllbaren und entleerbaren Saugfüßchen des Ambulakralsystems, auch durch Bewegungen ihrer Arme oder des ganzen Körpers. Kiemenartige Atmungsorgane können vorhanden sein; Hauptorgane der Respiration sind wohl die Ambulakralanhänge. Die Ernährung geschieht bei den Crinoiden durch Strudelung längs der tentakelartig ausgebreiteten Arme und ihrer Seitenfortsätze, bei vielen Holothurien durch Fang mittels ausgebreiteter Tentakel, bei den übrigen nicht in hydrisch bedingter Weise. Die Entwicklung geht fast überall (Brutpflege bei Arten der Polargebiete) über planktonische Larven.

a) Pelmatozoa. Die Crinoiden oder Haarsterne als einzige rezente Vertreter der Gruppe sind im allgemeinen auf Stielen festsitzend, wenn schon die beiden bekanntesten Gattungen, *Antedon* und *Comatula*, im erwachsenen Zustande frei herumwandeln. Längs der weit ausgebreiteten, verzweigten und gefiederten Arme verlaufen Flimmerrinnen nach der Mund-

öffnung zu. Crinoiden sind selten und im allgemeinen auf tiefes Wasser beschränkt.

b) Eleutherozoa. Die hierher gehörigen Seesterne *(Asteroidea)*, Schlangensterne *(Ophiuroidea)*, Seeigel *(Echinoidea)* und Seewalzen *(Holothurioidea)* sind, wie gesagt, in ihrer Bewegungsorganisation durch Ambulakralfüßchen ausgezeichnet, zum Teil mit unscheinbaren Kiemen — Holothurien mit inneren, reich verästelten „Wasserlungen" — ausgestattet und haben planktonische Larven (Pluteus, Auricularia, Bipinnaria, Brachiolaria) mit ausgedehnten, viel gefalteten oder lange Fortsätze überziehenden Wimperschnüren. Sie sind alle im Leben des Meeres, besonders im flacheren Wasser, aber auch in der Tiefsee, von beträchtlicher Bedeutung.

c) Enteropneusten, Schlundatmer. Diese wurmartigen *(Balanoglossus)* oder byozoenartigen *(Cephalodicsus)* Meerestiere, morphologisch außerordentlich wichtig, spielen biologisch eine ganz unbedeutende Rolle. Durch Atemspalten im Vorderdarm, planktonische Larven und in der einen, festsitzenden Gruppe durch einen Tentakelapparat sind sie dem Leben im Wasser angepaßt.

17. Pfeilwürmer.

Die kleinen fischförmigen, mit Schwebeflossen versehenen Chätognathen leben im Meere rein planktonisch. Eine Art vermag auch zu kriechen. Sie ernähren sich räuberisch. Ihre Eier sind ebenfalls planktonisch. Die Tiere spielen sowohl ihrer Größe wegen — sie werden gewöhnlich etwa 1—3 cm lang — wie auch infolge ihrer Häufigkeit im Plankton, zu dessen charakteristischen Bestandteilen sie gehören, eine gewisse Rolle im Leben des Meeres, obwohl sie nur wenige Gattungen (die bekannteste ist *Sagitta*) enthalten.

18. Wirbellose Chordatiere.

Ich fasse hier die Tunicaten und *Amphioxus* zusammen. Diese Tiere leben im Meere, benthonisch und dann zum größten Teile (Tunicaten) festsitzend, oder planktonisch. Sie sind gleich den niederen Wasserwirbeltieren durch die Umwandlung des vorderen Darmabschnittes zum Kiemenapparat ausgezeichnet. Die Ernährung geschieht durch Herbeistrudelung der Nahrung vermittelst Wimperbewegung. Die Tiere haben, soweit sie nicht selbst schon planktonisch sind, planktonische Larvenstadien.

a) Copelata, Appendikularien. Klein und ausschließlich planktonisch sind diese Tiere durch einen Ruderschwanz, durch einen hochentwickelten Fangapparat für planktonische Nahrung und zum Teil durch ein als Fahrzeug benutztes Gehäuse ihrer Lebensweise angepaßt. Sie leben in allen Meeren.

b) Tethyodea. Die Ascidien (Seescheiden) leben festsitzend, mit wohl entwickeltem Kiemenkorb des Vorderdarms, die Nahrung durch Wimperung einstrudelnd, mit planktonischen, appendikularienähnlichen Larven. Sie bilden einen wesentlichen Bestandteil, in manchen Gegenden mit Spongien zusammen den wichtigsten der festsitzenden Bodenfauna des Meeres. Von ihnen abzuleiten sind die planktonischen Feuerwalzen *(Pyrosoma)* der warmen Meere, die vermöge ihrer Wimperbewegung schwimmen und Leuchtorgane besitzen.

c) Thaliacea, Salpen. Hauptsächlich in den warmen Meeren bilden sie einen wesentlichen Bestandteil des größeren Meeresplanktons. Sie bewegen sich durch Wasserausstoßung aus dem walzenförmigen Körper vermöge von Kontraktionen band- oder ringförmiger Muskeln. Die Kieme ist

weniger umfangreich als bei den Ascidien. Solitärformen stehen mit kettenbildenden in Generationswechsel.

d) Acrania, Schädellose. Der einzige hierher gehörige *Amphioxus (Branchiostoma)* sitzt meist mit herausragendem Kopfe im sandigen Meeresgrunde, atmet vermöge eines an die Tunicaten erinnernden Kiemendarmes und ernährt sich durch auf Wimperbewegung beruhende Strudelung von Plankton. Ein Flossensaum fördert die Schwimmfähigkeit des mit fischartiger Muskulatur ausgestatteten Körpers.

19. Wirbeltiere.

Wirbeltiere leben im Meere und Süßwasser, nektonisch, pleustonisch oder benthonisch, zum Teil amphibisch. Für die weitere Kennzeichnung wird es zweckmäßig sein, wie bei den Gliederfüßlern die Wasseratmer, d. h. Cyclostomen, Fische und Amphibienlarven, von den Luftatmern, d. h. erwachsenen Amphibien (auch älteren Larven), Reptilien, Vögeln und Säugetieren, zu trennen.

Die Wasseratmer haben einen zum Atemapparat ausgebildeten, von Kiemenspalten durchbrochenen Vorderdarm. Sie leben nektonisch oder nekto-benthonisch, selten gewissermaßen amphibisch, wobei sie dann zeitweise zur Luftatmung übergehen (Dipnoer, Labyrinthfische u. a.). Die Übertragung der Geschlechtsprodukte geschieht meist mehr oder weniger durch Vermittelung des Wassers. Die Eier sind zum Teil festsitzend, zum Teil planktonisch, wie auch planktonische Larven vorkommen.

Die Luftatmer leben benthonisch, nektonisch, pleustonisch oder auf eine Weise, die zwischen diesen verschiedenen Lebensweisen steht. Fast alle haben zum Schwimmen geeignete Gliedmaßen. Manche, die Amphibien, leben amphibisch. Manche wechseln beliebig zwischen dem Aufenthalt im Wasser und dem auf dem Lande. Fast alle (ausgenommen Doppelatmer) müssen zur Atmung von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommen, nur Amphibien können im Winterschlaf lange unter Wasser verweilen. Die Ernährungsweise hat meist nichts spezifisch hydrisches an sich, ausgenommen bei Bartenwalen *(Mystacoceti)*, die vermöge ihres Bartenapparates von Plankton leben. Die Fortpflanzung findet bei den Reptilien, Vögeln und den meisten Säugern auf dem Lande statt, bei den Lurchen meist im Wasser. Aus den bei diesen zum Teil planktonischen (oder pleustonischen) Eiern werden wasseratmende, mit äußeren oder inneren Kiemen und Schwimmschwanz versehene Larven.

a) Pisces, Fische (mit Einschluß der Cyclostomen). Als die echten, überall lebenden Wasserwirbeltiere sind sie in vieler Hinsicht deutlich dem Wasser angepaßt. Ihre Körpergestalt, ihre Flossen, ihre Schwimmblase, ihr Kiemenapparat, der Bau ihres Auges und die Seitenlinie, die schleimige Körperoberfläche, oft wohl auch die Färbung, das Vorkommen planktonischer Eier bei vielen sind auf das Leben im Wasser abgestimmt. Im allgemeinen nektonisch, doch leben viele unmittelbar auf oder nahe dem Boden. Wenige verlassen das Wasser *(Periophthalmus, Anabas)*, um aufs Land, die fliegenden Fische *(Exocoetus, Dactylopterus)*, um vorübergehend in die Luft überzugehen, manche Lurchfische *(Dipnoi)*, um sich zur Trockenzeit der Tropen in den Schlamm zu wühlen. Die Tiefsee beherbergt besondere Arten von dunkler oder silberiger Farbe, mit Leuchtorganen, Tiefseeaugen, langen Tastern, Raubtiergebissen. Viele Arten sind durch geselliges Vorkommen oder durch große Laichzüge ausgezeichnet (Kabeljau, Hering, Sprott, Kapelan) andere wandern zum Laichen vom Süßwasser ins Meer

(Aal) oder umgekehrt (Stör, Lachs u. a.). Die Fische bilden bei weitem die Hauptmasse der nektonischen Tiere.

b) Amphibia, Lurche. Die Beziehungen zum Wasser liegen hier wie bei so vielen Insekten wesentlich in der amphibiotischen Art der Entwicklung, nur ein kleiner Teil der Amphibien bleibt dauernd im Wasser *(Proteus* der Olm, *Amblystoma* der Axolotl*)* und bleibt entsprechend organisiert. Die Larven pflegen durch einen Ruderschwanz und längere oder kürzere Zeit durch Kiemen dem Wasser angepaßt zu sein. Auch im erwachsenen Zustande kommen noch Ruderschwänze und Flossenkämme *(Molge*, Molche*)* vor, und das Leben verläuft vielfach in der Nähe des oft wieder aufgesuchten Wassers *(Rana)*. Die Amphibien leben nur im Süßwasser, vorwiegend in kleinen Gewässern, fehlen in den kalten Gebieten und überwintern in den gemäßigten in einem Starrezustande.

c) Amniota, höhere Wirbeltiere. Im Gegensatz zu den Amphibien und Fischen haben diese nur durch Rückkehr vom Lande eine mehr oder weniger enge Beziehung zum Wasser wiedergewonnen. Aus allen drei Klassen der Amnioten leben einzelne Arten, Gattungen oder größere Abteilungen, selbst Ordnungen, wie die Wale, im Wasser oder (die Vögel, außer den Pinguinen) auf dem Wasser. Alle drei haben sowohl im Meere wie im Süßwasser Vertreter. Die Anpassungen beziehen sich bei den nektonischen Tieren regelmäßig auf die Körpergestalt und die Gliedmaßen, ähnlich bei den „pleustonischen" Vögeln. Bei den echtesten Wasserwirbeltieren kommen andere Anpassungen hinzu, bei den Walen sehr mannigfaltige, doch gibt es nirgends Wasseratmungsorgane. Alle außer den Walen und Sirenen müssen zur Absetzung der Eier oder Jungen ans Land zurückkehren. Überhaupt spielt sich bei der Mehrzahl dieser Tiere das Leben mehr in der Nähe der Küsten als auf hoher See ab. Von großer faunistischer Bedeutung sind die nordischen und südlichen Gesellschaften der Seevögel und Seesäugetiere. Im Meere leben hauptsächlich: Eine Eidechse *(Amblyrhynchus)*, einige Schildkröten *(Chelonia* u. a.), einige Giftschlangen *(Hydrus, Platurus)*, ein Krokodil *(Crocodilus porosus*), auf dem Wasser Vögel aus den Ordnungen der *Lari, Lamellirostres, Steganopodes, Tubinares, Impennes* und *Pygopodes*, meist alle oder die meisten Arten der Ordnungen, am Strande hauptsächlich *Grallae*, von Säugetieren im Wasser die Wale *(Cetacea)*, Robben *(Pinnipedia)* und Seekühe *(Sirenia)* sowie der Seeotter *(Enhydra)* und zum Teil der Eisbär *(Thalassarctos)*. Im Süßwasser leben viele Schlangen und Schildkröten, alle Krokodile, auf und am Wasser von Vögeln solche aus den oben genannten Ordnungen außer *Impennes* und *Tubinares*, außerdem aber *Ciconiae* u. a., von Säugetieren einzelne Arten aus den meisten Ordnungen, auch aus den drei Ordnungen der Meeressäugetiere je einzelne Arten. Für Deutschland kommen hauptsächlich in Betracht: Wasserspitzmaus *(Neomys)*, Fischotter *(Lutra)*, Biber *(Castor)*, Wasserratte *(Arvicola)*, neuerdings auch stellenweise die Bisamratte *(Fiber)*.

Zweiter Abschnitt.

Das Gemeinschaftsleben im Wasser.

In unseren bisherigen Betrachtungen haben wir zunächst das organische Individuum, danach die organische Art, beide in ihrer Abhängigkeit vom umgebenden Wasser behandelt. Die Art wurde dabei als ein Organisationstypus betrachtet, der in jedem beliebigen Individuum in die Erscheinung tritt. Wir könnten unter Art aber auch noch etwas anderes verstehen, nämlich: Die Gesamtheit aller der Individuen, welche diesem Organisationstypus zugehören. Wir könnten daher nun weiter die Frage stellen: Wie wirkt das Wasser auf die Art als Masse, auf diese Millionen von Individuen, die, selbst wenn sie um die halbe Erde voneinander getrennt leben, doch noch zur selben Einheit gehören?

Die Art als Individuenmasse reagiert auf die Eigenschaften des Mediums durch Vorkommen oder Nichtvorkommen und durch Dichtigkeitsgrade. Sie kennzeichnet jeden Ort durch diese Merkmale, durch das Ob und das Wie ihres Daseins. Frage ich danach, wie die für irgendeinen Ort charakteristischen Lebensbedingungen biologisch zum Ausdruck kommen, so antwortet mir die Natur zunächst durch Vorkommen, Nichtvorkommen und Häufigkeit einer Anzahl von Arten, die an diesem Orte vergesellschaftet sind. So wird jeder Ort der Erde durch eine bestimmte Organismengesellschaft gekennzeichnet. Dehne ich aber meine Betrachtung auf viele Orte aus und frage, welche biologischen Eigenschaften ein größeres Gewässer oder eine Gruppe von Gewässern, etwa das Mittelmeer oder das Stromsystem des Rheins hat, so kann jede darin lebende Art durch das Vorkommen und die Häufigkeit ihrer Individuen mehr oder weniger zum Ausdruck für die biologischen Verhältnisse in der betreffenden Wassereinheit werden. Die Frage nach dem Einfluß des Wassers auf die Art wird so in einen ganz anderen Zusammenhang als bisher aufgenommen, in den Bereich ganz neuer Problemstellungen, mit denen sich die beiden folgenden Hauptabschnitte dieses Buches beschäftigen sollen. Das Interesse an der einzelnen Art tritt dabei zurück, einerseits hinter dem an einem bestimmten Ort im Medium, andererseits hinter dem am Medium als Ganzem.

Unsere Aufgabe wird zunächst sein, das Gemeinschaftsleben im Wasser zu untersuchen (Cönobiotik). Wir werden nicht mehr einzelnen Arten eine besondere, sondern allen Arten, die irgendwo zusammen vorkommen, die gleiche Aufmerksamkeit zuwenden. Wir werden sie als eine Einheit denken und sie als ein Ganzes untersuchen. Die neuen Gegenstände der Betrachtung, welche so vor uns hintreten, wollen wir als Lebensgemeinschaften bezeichnen.

Der Begriff Lebensgemeinschaft oder Biocönose ist besonders in der Zoologie gebräuchlich. Man hat z. B. zuerst eine Austernbank, einen Dorfteich u. dgl. als Lebensgemeinschaft bezeichnet. In der Botanik ist der Ausdruck Assoziation verbreitet, der, unter Beschränkung auf die Pflanzen, im Grunde dasselbe sagt. Wir wollen unseren Begriff mit folgendem Satz zu bestimmen suchen:

Eine Lebensgemeinschaft ist die Gesamtheit der Tiere den Pflanzen, die irgendeinen Ort in mehr oder weniger bestimmtem Zahlenverhältnis der Individuen bewohnen und durch die Gemeinsamkeit ihrer meisten Lebensbedingungen sowie besonders durch ihre Beziehungen zueinander zu einer Einheit zusammengeschlossen werden.

Es handelt sich also um eine von der Natur entsprechend den örtlichen Lebensbedingungen getroffene Auswahl von Arten, von denen jede in einer ihr eigentümlichen, von den äußeren Umständen und von allen anderen Arten mit abhängenden Dichtigkeit vorkommt. Die so verbundenen Individuen aller dieser Arten werden von uns als zusammengehörig betrachtet und als eine Einheit mit dem allgemeinen Namen Lebensgemeinschaft oder mit den besonderen Austernbank, Teichplankton usw. bezeichnet. Es mag zunächst genauer untersucht werden, was uns berechtigt, hier von einer Einheit zu sprechen.

Zunächst augenscheinlich die Gemeinsamkeit des Ortes. Das erscheint als eine sehr einfache Selbstverständlichkeit und birgt doch die größten Schwierigkeiten für unser Verständnis des Gemeinschaftslebens der Organismen in sich. Wir müssen unter Ort hier einen bestimmten Punkt auf der Landkarte, nicht aber einen abgegrenzten Bezirk verstehen. Gerade die Beispiele, bei denen in unserer Vorstellung ein bestimmt umgrenztes Ganzes auftaucht, wie etwa bei den Worten Dorfteich, Bergbach, Austernbank, verleiten leicht zu falschen Auffassungen. Man vergißt dabei, daß es isolierte, individualisierte, wirklich in sich geschlossene Lebensgemeinschaften in der Natur nicht gibt. Wie will man denn das Leben in einem Teich denken ohne die Luftinsekten, die sich darin entwickelt haben und wieder ihre Eier da hineinlegen, ohne die Sumpf- und Schwimmvögel, die ihre Nahrung herausholen und mit ihrem Kot den Teich düngen, ohne die pflanzlichen und tierischen Keime, die mit dem Winde, mit dem zufließenden Wasser hinein, mit dem abfließenden wieder herausgetragen werden? Wie will man eine Austernbank aus ihrer Umgebung, aus dem ganzen großen Lebenszusammenhange des Meeres herausnehmen? Alles Lebendige auf der Erde bildet ein großes Kontinuum, ein Gewebe von zahllosen Fäden, die jedes einzelne Wesen mit vielen Punkten in seiner toten Umgebung, mit vielen anderen lebenden Wesen verbinden. Die Zusammenhänge sind bald fester, bald loser, bald dichter, bald lockerer gefügt, aber sie sind nicht an einem einzigen Punkte ganz unterbrochen.

Wenn wir nun Lebensgemeinschaften unterscheiden, wenn wir die eine Gemeinschaft so, die andere anders benennen, so drücken sich zunächst darin weniger die natürlichen Verhältnisse, als unsere logischen Bedürfnisse und die Bedingungen, unter denen wir arbeiten, aus. Wenn wir mitten aus dem Ozean ein Liter Wasser entnehmen und untersuchen, was alles darin lebt, so entsteht in uns das Bild einer Lebensgemeinschaft. Wir können dabei die Beschränkung auf dies Wasser nicht entbehren, aber nicht dadurch, daß wir diese Wassermenge aus dem Ozean herausgenommen haben, sondern dadurch, daß wir einen bestimmten Punkt

im Ozean scharf ins Auge gefaßt haben, ist das Bild entstanden. Es wäre sinnlos, zu fragen, wo diese Lebensgemeinschaft anfängt und wo sie aufhört. Eine Lebensgemeinschaft, die von einem Liter Wasser oder von irgendeinem anderen abgeschlossenen Teil des Wassers auf der Erde umfaßt würde, gibt es nicht. Die Lebensgemeinschaft an einem Orte ist immer nur — und wir können das als eine zweite Begriffsbestimmung betrachten — der Zustand des lebendigen Kontinuums in der Umgebung eines bestimmten Punktes.

Ein zweites Einheitsmoment für die Lebensgemeinschaft ist die Beständigkeit ihres Organismenbestandes. Ihre Zusammensetzung ist keine zufällige, sondern eine ganz bestimmte. Man wird immer wieder die gleiche Gesellschaft von Tieren und Pflanzen finden, wenn man am gleichen Orte untersucht, oder wenigstens eine regelmäßige Wiederkehr der gleichen Organismenauswahl zu bestimmten Zeiten. In längeren Zeiträumen können allerdings Veränderungen eintreten, aber nur, wenn sozusagen der Ort selbst seine Eigenschaften ändert.

Ferner gehört dazu eine ganz bestimmte Zusammensetzung der Lebensbedingungen. Dies ist ja der Schlüssel zur Frage der Beständigkeit der Lebensgemeinschaften. Die Natur wählt gewissermaßen aus allen Keimen, die ihr an der betreffenden Stelle zufließen, die dort lebensfähigen aus, und so schaffen die Lebensbedingungen schließlich die Lebensgemeinschaft. Die Botaniker pflegen die Gesamtheit dieser, einem Orte eigentümlichen Lebensbedingungungen mit dem Worte „Standort“ zu bezeichnen und drücken damit aus, daß Ort und Lebensbedingungen eine untrennbare Einheit sind.

Was aber die Tiere und Pflanzen noch viel enger miteinander verknüpft als diese Gleichartigkeit ihrer äußeren Bedingungen, das ist die gegenseitige Abhängigkeit voneinander. Alles, was zusammen lebt, wirkt aufeinander ein, teils einander fördernd, teils einander hemmend, teils einander verdrängend oder zerstörend. Daß die Glieder der Gesellschaft nicht nur nebeneinander, sondern mit-, durch- und gegeneinander leben, bindet sie eigentlich erst zu einer Einheit zusammen, viel fester als die Gemeinsamtkeit des Orts und der Lebensbedingungen.

Als letztes sei noch eins genannt, das wenigstens oft in auffallender Weise die Glieder einer Lebensgemeinschaft als zusammengehörig kennzeichnet: Die Übereinstimmung in den Anpassungen, die Konvergenzen. So sind z. B. in einer Gemeinschaft planktonischer Organismen viele mit Schwebeeinrichtungen, in einer solchen festsitzender Tiere die meisten mit Strudelorganen oder Tentakeln versehen. Was bei der Betrachtungsweise im ersten Hauptabschnitt dieses Buches aus logischen Gründen zusammengestellt wurde, finden wir in der Tat oft räumlich vergesellschaftet.

Für die Wissenschaft von den Lebensgemeinschaften ist in der Zoologie der Name „Biocönotik“, in der Botanik „Synökologie“ gebräuchlich geworden. Diese letztere Bezeichnung steht im Gegensatz zu „Autökologie“, womit das bezeichnet wird, was wir in unserem ersten Hauptabschnitt behandelt haben, die Lehre vom „Haushalt“ des Einzelwesens. Synökologie würde also etwa bedeuten: Gemeinschaftshaushaltslehre.

Unsere Aufgabe wird es nunmehr sein, die Lebensgemeinschaften des Wassers hydrobiologisch zu betrachten, d. h. zu fragen, wie sie durch das Wasser als Medium überhaupt und durch alle möglichen verschiedenen Wasserbeschaffenheiten beeinflußt, ja bedingt werden. In der Fragestellung stimmt diese Aufgabe mit der des ersten Hauptabschnittes über-

ein, nur daß an Stelle der Einzelwesen die Gemeinschaften getreten sind. In der Beantwortung wird sie sich anders zu gestalten haben, hauptsächlich deswegen, weil Lebensgemeinschaften nicht so wie einzelne Wesen Individuen oder wie einzelne Arten Organisationstypen sind. Bei der bisherigen Betrachtung hatten wir es mit im großen und ganzen fertigen Gebilden zu tun, denen nur bestimmte Züge von seiten des hydrischen Mediums besonders aufgeprägt waren. Zum Beispiel ist der Typus des Gliedertieres oder des Insekts feststehend; er bildet sich nur im Wasser sozusagen „wassermäßig" um. Hier aber wird ein Gebilde von den Lebensbedingungen ganz und gar, in allen seinen einzelnen Teilen neu aufgebaut. Nur das Material fließt dem Standort zu, was er davon und wieviel er von jedem einzelnen Bestandteile der Lebensgemeinschaft auswählt, was er verwirft, das alles ist sein Werk. Wir würden demgemäß auch, wenn wir die genügenden Einzelkenntnisse besäßen, die Wirkungen der hydrischen Lebensbedingungen in allen einzelnen Teilen der Lebensgemeinschaft wiedererkennen können. In Wirklichkeit sind wir allerdings von diesem idealen Ziel weit entfernt.

Die Schicksalszusammenhänge in einer Lebensgemeinschaft werden aber nicht nur durch die Gleichartigkeit der hydrischen Wirkungen auf die einzelnen Arten bedingt, sondern auch durch die Wirkungen der Lebewesen aufeinander. So ist z. B. das Dasein jeder tierischen Art und die Dichtigkeit ihres Vorkommens bedingt durch dfe Mengen der Pflanzen oder Tiere, welche ihr als Nahrung zur Verfügung stehen. Der hydrobiologischen Fragestellung im strengen Sinne des Wortes liegen augenscheinlich diese Angelegenheiten ferner. Aber wegen jener innigen Zusammenhänge aller Teile miteinander können sie nicht vernachlässigt werden, und im besonderen werden wir auch auf die unmittelbaren oder mittelbaren Einflüsse des Mediums auf die vitalen Zusammenhänge unter den Organismen eingehen müssen. Erst dadurch wird es verständlich, wie das Medium mit allen seinen Faktoren auf das Ganze der Lebensgemeinschaft wirkt.

1. Lebensgemeinschaften und Standortsbedingungen.

Als die wichtigsten hydrischen Faktoren, von denen die verschiedene Beschaffenheit der Lebensgemeinschaften im Wasser abhängt, können gelten: Der Salzgehalt, der Gehalt an gelösten Gasen, der Gehalt an gelösten organischen Substanzen, der Gehalt an Detritus, die Wärme, das Licht, die mechanischen Eigenschaften des Wassers und die Molekularkräfte. Es sind also im wesentlichen dieselben, wie oben bei der Besprechung der Einflüsse auf das individuelle Leben. Ihrer aller Wirkung soll im folgenden behandelt werden.

A. Im Wasser gelöste Stoffe.

Fast alle Biocönosen bedürfen für ihr Bestehen eines mehr oder weniger beständigen Salzgehalts, nur wenige gibt es, die in dieser Beziehung beträchtliche Schwankungen ertragen können. Die Organismen dieser letzteren müssen im Gegensatz zu der großen Mehrzahl der Tiere und Pflanzen hochgradig euryhalin sein. Die Zahl der Arten, welche solche Lebensgemeinschaften zusammensetzen, ist ziemlich gering, daher sind die betreffenden Gemeinschaften eintönig. Sie brauchen aber darum nicht arm an Individuen zu sein. Im Gegenteil: Während sich in bezug

auf die Artenzahl der Eindruck einer Verödung aufdrängt, kann die Individuenzahl erstaunliche Wucherung ausdrücken.

In den Mündungsgebieten der großen nordwestdeutschen Flachlandströme, des Rheines, der Weser und der Elbe, findet infolge der Gezeitenbewegung, die weit in die Strommündungen eindringt, eine starke Durchmischung und ein häufiger Wechsel des Salzgehaltes statt. Dort hat sich eine planktonische Lebensgemeinschaft ausgebildet, die von der Diatomee *Coscinodiscus subtilis* und dem Copepoden *Eurytemora affinis* fast allein gebildet wird. Diese beiden gehen hinauf bis in trinkbares Süßwasser und hinab bis in Salzgehalte von über 1%. Ihrer Individuenzahl nach können sie in ungeheurer Massenhaftigkeit auftreten. Die Copepoden bilden oft wolkenartige Schwärme im Wasser. Man hat, auch ohne daß gerade solche außerordentliche Schwarmbildung vorlag, öfter in einem Liter Wasser etwa 8000 von ihnen geschöpft. In denselben Gebieten gibt es ähnliche stark euryhaline Gemeinschaften, die vielleicht noch stärkere Salzgehaltsschwankungen zu ertragen befähigt sein müssen, unter den festsitzenden Organismen. Sie bestehen aus dem Hydroidpolypen *Cordylophora lacustris*, dem Cirripeden *Balanus improvisus* und der Alge *Enteromorpha intestinalis*. Auch hier verbindet sich große Individuenzahl mit der geringen Zahl der Arten.

Ausgesprochen stenohaline Lebensgemeinschaften kann es sowohl im Süßwasser wie im Meere geben Die einen wären auf den Salzgehalt von ungefähr 3,5%, die anderen auf einen Salzgehalt von wenig mehr als 0% eingestellt. Doch werden diese Lebensgemeinschaften niemals so rein sein, wie jene euryhalinen, denn es können ja auch euryhaline Organismen bei beständigem Salzgehalt vorkommen, während umgekehrt stenohaline bei schwankendem unmöglich sind.

Der absolute Salzgehalt beeinflußt im allgemeinen die Mannigfaltigkeit der Lebensgemeinschaften weniger, als es die Schwankungen tun. Er bewirkt hauptsächlich nur, daß zwei große Gruppen von Biocönosen scharf und fast ohne Übergänge voneinander getrennt vorkommen, die so gut wie gar keine Organismen miteinander gemein haben, die des Süßwassers und die des Meeres. Organismen, die auf mittlere Salzgehaltshöhen, wie sie das Brackwasser zeigt, eingestellt sind, gibt es wohl auch, aber vereinzelt wie sie sind, bilden sie keine eigenen Lebensgemeinschaften. Das sogenannte Brackwasserplankton dürfte wesentlich ein Mischplankton, eine Übergangsform ohne selbständige Kennzeichen zwischen zwei Lebensgemeinschaften sein.

In sehr anschaulicher Weise wird die Frage des Einflusses des Salzgehalts auf die Lebensgemeinschaften durch die salzigen Binnengewässer beleuchtet. In den äußersten Fällen, wo der Salzgehalt außerordentlich hoch ist, wie z. B. im Toten Meer mit seinen 24% Salzgehalt, fehlt das Leben überhaupt. Auch bei 22% ist in westfälischen Salzwässern kein Tierleben mehr zu beobachten. Bei etwas geringeren Werten treten einzelne Organismen auf, und zwar mit Vorliebe Fliegenlarven, die sehr hohe Salzgehaltsgrade ertragen können. So finden sich z. B. in dem Monosee in Nordamerika Larven und Puppen der Fliegengattung *Ephydra* in so ungeheuren Mengen, daß sie sich am Ufer wallartig anhäufen und von den Indianern als Nahrungsmittel verwendet werden.

In den westfälischen Salzgewässern gibt es bei 2,5% ein noch recht mannigfaltiges Tierleben, an dem sich hauptsächlich euryhaline Organismen des Süßwassers (Haloxene), besonders auch solche, die Salzwasser merklich bevorzugen (Halophile), beteiligen, während echte Salzwassertiere (Halobien)

noch selten sind. Bei höheren, bis zu 10 % aufsteigenden Salzgehalten sinkt die Artenzahl beträchtlich, während die Individuenzahlen außerordentlich groß sein können. Bei 12—16 % kommen fast nur noch echte Salzwassertiere, nämlich wieder die Larven einer Salzfliege der Gattung *Ephydra,* vor, auch hier noch in riesigen Mengen. Es wären das also wieder die für außergewöhnliche Salzgehaltsverhältnisse charakteristischen, sehr eintönigen aber sehr ins Massenhafte gehenden Lebensgemeinschaften. Bei 20 % Salzgehalt finden sich nur noch ganz wenige von diesen Larven.

Bezeichnend für die Artenauswahl in den Lebensgemeinschaften salziger Binnengewässer von mäßigem Salzgehalt ist oft die Beteiligung von Organismen der Küstengewässer des Meeres oder aus dem Brackwasser. So lebt z. B. der Queller (*Salicornia herbacea*), eine charakteristische Pflanze der ufernahen Teile der Nordseewatten, auch in binnenländischen Salzgewässern und der Lagunenkrebs *Artemia salina* (Fig. 3) auch bei Salinen.

Gewässer, welche durch einen Gehalt an besonderen Salzen ausgezeichnet sind, erzeugen naturgemäß besondere Lebensgemeinschaften. In Natrongewässern Ungarns fand sich eine Mikrofauna von 75 Arten, von denen fünf nur aus solchen Gewässern bekannt sind, eine außerdem in Kochsalzgewässern vorkommt, 16 in Natronwasser bei weitem häufiger als in gewöhnlichem Süßwasser sind, die übrigen allgemein verbreitete Süßwasserformen darstellen.

Das Kochsalz, von dem bisher im wesentlichen die Rede war — das Salz des Meerwassers besteht ja zu 78 % aus Kochsalz — ist keine für den Stoffwechsel der Tiere und Pflanzen notwendige Substanz. Es verhält sich etwa ebenso zu ihnen, wie der Stickstoff der Luft, als ein Körper, der theoretisch wohl aus ihrem Medium wegzudenken wäre, an den sie aber, weil er nun einmal in Menge da ist, angepaßt sind, und zwar so sehr, daß sie ohne ihn nicht leben können. Dagegen gibt es ja andere Salze im Wasser, die im Stoffwechsel der Pflanzen dauernd zur Verwendung kommen, die ihnen unentbehrlich sind, und die daher ohne Zweifel einen viel tieferen Einfluß auf die Ausbildung der Lebensgemeinschaften ausüben, als das Kochsalz. Das sind die Nährsalze. Wären sie, oder wäre auch nur eins ihrer unumgänglich notwendigen Elemente nicht vorhanden, so könnten an der betreffenden Stelle Pflanzen nicht leben.

Im einzelnen ist die Wirkung dieser Salze in den Lebensgemeinschaften bis jetzt schwer zu überschauen. Auch greifen da sehr vielgestaltige Vorgänge ineinander, auf die erst später genauer eingegangen werden soll. Jedoch wird allem Anschein nach die Wirkungsweise der Pflanzennährstoffe von einem einfachen Gesetz beherrscht, das zunächst für die Erklärung der Produktionskraft eines Ackerbodens aufgestellt, später auf das Leben im Meere übertragen worden ist. Ohne Zweifel wird durch die Menge, in der die Nährsalze vorhanden sind, bestimmt, wieviel Pflanzen an einer Stelle leben können. Da nun der eine von diesen Stoffen reichlicher, der andere spärlicher vorhanden ist, alle aber in einem bestimmten Mengenverhältnis zueinander verbraucht werden, so wird in letzter Linie augenscheinlich derjenige von ihnen für die Produktionskraft des betreffenden Standortes ausschlaggebend sein, welcher verhältnismäßig in geringster Menge vorhanden ist. Dies „Gesetz des Minimums", nach dem also der im Minimum vorhandene von den notwendigen Nährstoffen das Maß des Pflanzenwuchses bestimmt, wird, wie kaum mehr bezweifelt werden kann, auch für die Gewässer gelten. In

bezug auf das Meer haben sorgfältige Untersuchungen gezeigt, daß hauptsächlich Stickstoff, Phosphor und Silicium als solche Minimalstoffe in Betracht kommen, denn das Meerwasser enthält Ammoniak, Nitrate und Nitrite, Phosphorsäure und Kieselsäure in geringen Mengen. Aus dem Mangel an diesen Stoffen wird sich insbesondere die Armut der Hochseelebensgemeinschaften der Tropen erklären.

Die Küstengewässer sind in dieser Beziehung günstiger gestellt, und es ist in der Tat anzunehmen, daß das reiche Pflanzenleben, planktonisches wie benthonisches, im küstennahen Wasser in der starken Zufuhr von Nitraten und Nitriten vom Lande her seine Hauptursache hat. In Binnengewässern wird der Vorgang der Düngung durch Stickstoffverbindungen besonders deutlich, wo Abwässer von Ställen in Teiche fließen und alsbald eine üppige Vegetation, ein tiefgrünes Flagellatenplankton oder eine den ganzen Teich erfüllende Wucherung von Wasserpest (*Helodea canadensis*) hervorrufen. Das sind Lebensgemeinschaften, welche auf reichlicher Stickstoffdüngung beruhen.

Unter den Stoffen, die gemäß dem Gesetz des Minimums für die Leistungsfähigkeit einer Stätte im Medium in bezug auf Pflanzenwuchs ausschlaggebend sein können, wurde das Silicium mit genannt. Seine Bedeutung liegt nicht in einer Unumgänglichkeit für den Aufbau des Protoplasmas, sondern darin, daß es für die Diatomeen beim Aufbau ihres Skeletts unentbehrlich ist. Die Kieselalgen sind ja im Plankton des Meeres sowie besonders im Frühling und Herbst in dem des Süßwassers von allergrößter Bedeutung.

Eine gewisse Bedeutung wird wahrscheinlich auch den Kalksalzen zukommen, und zwar besonders wohl für die große Menge der Tiere mit Kalkskeletten. Von der Entstehung bestimmter Lebensgemeinschaften in Abhängigkeit vom Kalkgehalt des Wassers ist ein Beispiel sicher bekannt, bei dem es sich um auswählende Wirkung kalkfreien Wassers handelt. Gewisse Arten der Moosgattung *Sphagnum* sind ausgesprochen kalkfeindlich und werden durch kalkhaltiges Wasser getötet. Sie sind Charakterpflanzen der Hochmoore, die im Gegensatz zu den Wiesenmooren nur da entstehen, wo das Wasser kalkfrei ist. Zu der von ihnen beherrschten Lebensgemeinschaft gehören weiter besonders gewisse Protistenformen, zumal Rhizopodenarten und Desmidiaceen. Aber auch höhere Tiere bevorzugen zum Teil dies von den meisten gemiedene Wasser. Wahrscheinlich ist ziemlich verbreitet eine feinere Abhängigkeit der Lebensgemeinschaften von gelösten Kalksalzen, die teils für sich allein, teils durch Beeinflussung der organischen Substanzen im Wasser biologische Wirkungen ausüben, bald die Lebensgemeinschaften fördernd, bald sie hemmend.

Nur in verhältnismäßig seltenen Fällen wissen wir, welche Bedeutung für den Zustand von Lebensgemeinschaften gelöste organische Substanzen im Wasser haben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die löslichen Stoffwechselprodukte, welche die Organismen selbst dem umgebenden Wasser mitteilen, eine ausschlaggebende Wirkung auf die betreffenden Lebensgemeinschaften ausüben können. Durch manche Beobachtungen wird die Vermutung nahe gelegt, daß zuweilen, wenn infolge günstiger Umstände irgendwo eine große Wucherung eintritt, die Exkrete der wuchernden Organismen vergiftend auf das gesamte Wasser ihres Wohnbereiches wirken, so daß der Wucherung alsbald eine Verödung folgt. Daß, wie man angenommen hat, gelöste Stoffwechselprodukte der Pflanzen Tieren zur Nahrung dienen können, ist wenig wahrscheinlich. Von der fördernden Wirkung spurenweise vorhandener gelöster orga-

nischer Substanzen auf die Entwicklung von Algenkolonien war oben bereits die Rede.

Bekannt ist die Wirkung gelöster Stoffe aus organischen Abwässern, die oft eine sehr charakteristische Pilzvegetation erzeugen. Solche Wässer sind erfüllt von Fäulnisbakterien, besonders auffallend aber sind in ihnen die sogenannten Fadenbakterien der Gattung *Sphaerotilus* (*Cladothrix* Fig. 44). Sie bedecken alle Steine, alles Holzwerk an den betreffenden Flußufern, bedecken unter Umständeu in abwasserreichen Bächen den ganzen Grund mit weißem Überzug, von dem sich vielfach starke Fadenbüschel loslösen und so „pseudoplanktonisch" weiterleben. Auch echte Pilze, wie z. B. *Leptomitus lacteus*, beteiligen sich an dieser Abwasservegetation. Die verschiedenen besonderen Arten von organischen Abwässern, wie z. B. solche von Zuckerfabriken oder Zellstoffabriken, haben bisweilen ihre besonderen „Leitformen" von Pilzen. Dazwischen leben dann zahlreiche charakteristische Ciliaten und andere Protozoen, zusammen mit jenen „saprophytischen", d. h. von faulenden Substanzen lebenden Pflanzen eine höchst eigentümliche Gemeinschaft bildend, die allein den im Wasser gelösten Stoffen ihr Dasein verdankt, und alsbald verschwindet, wo diese verbraucht sind.

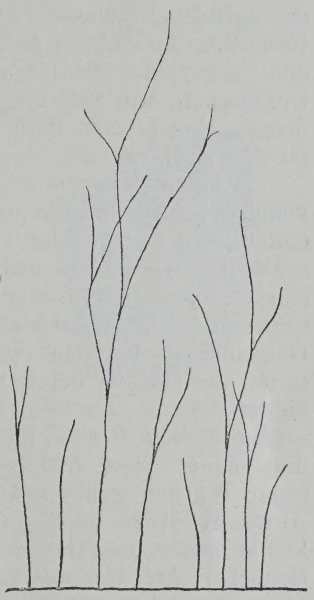


Fig. 44. *Cladothrix dichotoma*, stark vergrößert. Nach Hentschel.

Im allgemeinen pflegen die Lebensgemeinschaften in einem Wasser, je stärker es verunreinigt ist, um so eintöniger zu sein, was jedoch nicht hindert, daß die wenigen Organismen, die darin zu leben vermögen, gewaltig wuchern können. Es trifft also hier dasselbe zu wie bei extremen Salzgehaltsverhältnissen. Wie bei den Salzgewässern, so sind auch hier noch in den äußersten Fällen neben Würmern gewisse Dipterenlarven bezeichnend (Tubificiden, Chironomidenlarven). Leicht zu beobachten ist, wie stark verjauchte Pfützen manchmal dicht erfüllt sind mit den Larven von *Eristalis tenax*, die oft zu Hunderten nebeneinander ihre langen Atemröhren an die Oberfläche recken. Wir können schließlich, ohne uns etwa einer Verdrehung schuldig zu machen, solchen stark verunreinigten Gewässern alle anderen wässerigen Flüssigkeiten anschließen, die irgendwelches Leben ermöglichen. So z. B. Bier, Wein, Essig, Milch, Lohbrühe und allenfalls auch, als eine sehr dickflüssige Substanz, Gelatine. Wenn hier Hefen (*Saccharomyces*) und vor allem viele Arten von Bakterien, unter Umständen auch Tiere, wie das Essigälchen (*Anguillula aceti*), eine eintönige, oft nur von einer Art gebildete Lebensgemeinschaft zusammensetzen, so sind es doch noch immer Biocönosen, die im weitesten Sinne dem Medium Wasser zugerechnet werden dürfen. Praktisch liegen sie allerdings mit ihren ganz besonderen Lebenserscheinungen außerhalb unseres Interessengebiets.

Von größter Bedeutung für die Zusammensetzung der Gemeinschaften sind ferner die im Wasser gelösten Gase. Auch in dieser Beziehung gibt es solche Extremfälle, wie sie im vorstehenden angeführt wurden,

mit einem Minimum von Arten bei unter Umständen ungeheueren Individuenzahl. In dem Tiefenwasser des Schwarzen Meeres, von etwa 200 m Tiefe an abwärts, sind große Mengen von Schwefelwasserstoff gelöst. Infolgedessen gibt es dort kein Tierleben. Die einzige Lebensgemeinschaft, welche in dem so veränderten Medium gedeiht, besteht aus Schwefelbakterien.

Das maßgebendste der Gase ist naturgemäß der Sauerstoff. Allerdings läßt sich über ihn, ähnlich wie über den Salzgehalt des Meeres, nicht viel sagen, weil er eine fast allen Lebensgemeinschaften gemeinsame unumgängliche Bedingung darstellt. Nur gewisse Grenzfälle heben sich wieder deutlicher hervor, Fälle in denen ein Maximum oder ein Minimum des Atemgases die Zusammensetzung der Fauna und Flora bestimmt.

Wir werden später von einer sehr charakteristischen Gruppe von Lebensgemeinschaften zu sprechen haben, den Rheophilen, d. h. den Tieren und Pflanzen stark strömender Gewässer, besonders der Gießbäche. Da das sprudelnde Wasser, welches über sie hinjagt, unablässig mit Luft in Berührung kommt, ist es sehr sauerstoffreich und Tiere und Pflanzen sind dem angepaßt. Es ist eine in bezug auf Atmung sehr anspruchsvolle Gesellschaft, wie sich alsbald zeigt, wenn man sie in stehendes Wasser bringt. Sie können darin nicht oder nur schlecht leben. Sehr auffallend ist das z. B. bei den tropischen Podostemonaceen (Fig. 45).

Entgegengesetzte Fälle, solche des äußersten Sauerstoffmangels bis zu völligem Schwunde, sind noch merkwürdiger. Überall, wo im Wasser Fäulnis eintritt — man denke z. B. an ein Aquarium, in dem das Wasser schlecht geworden ist und Tiere und Pflanzen absterben —, findet eine starke „Sauerstoffzehrung" statt, so daß bald der letzte Rest das Gases verschwunden ist. An die Stelle der bisherigen Sauerstoff fordernden (aëroben) Gemeinschaft tritt eine von Grund aus andere, im wesentlichen aus Bakterien bestehende, deren wenige Mitglieder nicht nur des Atemgases entbehren können, sondern, wie die Fäulnisbakterien selbst, zum Teil sogar sauerstoffeindlich sind, nur im sauerstoffreien Medium zu leben vermögen. Man nennt diese Anaëroben. Solche Lebensgemeinschaften, zu denen sogar Würmer gehören können, sind wieder im Bereich der organischen Abwässer etwas ganz Gewöhnliches. Auch in natürlichen, nicht künstlich verunreinigten Gewässern gibt es eine Lebensgemeinschaft ganz eigentümlicher Art, die anaërob ist, nämlich die des sogenannten Sapropels. Man versteht unter Sapropel oder Faulschlamm den feinen, stinkenden Schlamm, der bei Sauerstoffmangel am Grunde mancher stehender Gewässer entsteht, z. B. in Teichen, welche durch eine dichte Decke von Wasserlinsen ganz vom Sonnenlicht abgeschnitten sind. Es leben dort neben Schwefelbakterien hauptsächlich bestimmte, zum Teil sehr eigentümliche Ciliaten und Rotatorien, eine sehr charakteristisch bedingte Lebensgemeinschaft bildend.

B. Die Bewegung des Wassers.

Unter den physikalischen Faktoren, welche die Bildung der Lebensgemeinschaften im Wasser beeinflussen, stehen die mechanischen zwar nicht an erster Stelle, aber ihre Wirkungen sind vielleicht am leichtesten verständlich. Allgemein finden wir, daß, je ausgeprägter bestimmte Bewegungsweisen des Wassers sind, um so charakteristischer auch die Lebensgemeinschaften sind, welche sich unter ihrem Einfluß herausbilden. Doch hat jede Wasserbewegung überhaupt Bedeutung für sie. Ja wir müssen auch die Nichtbewegung, die Ruhe des Wassers, mit in Betracht ziehen.

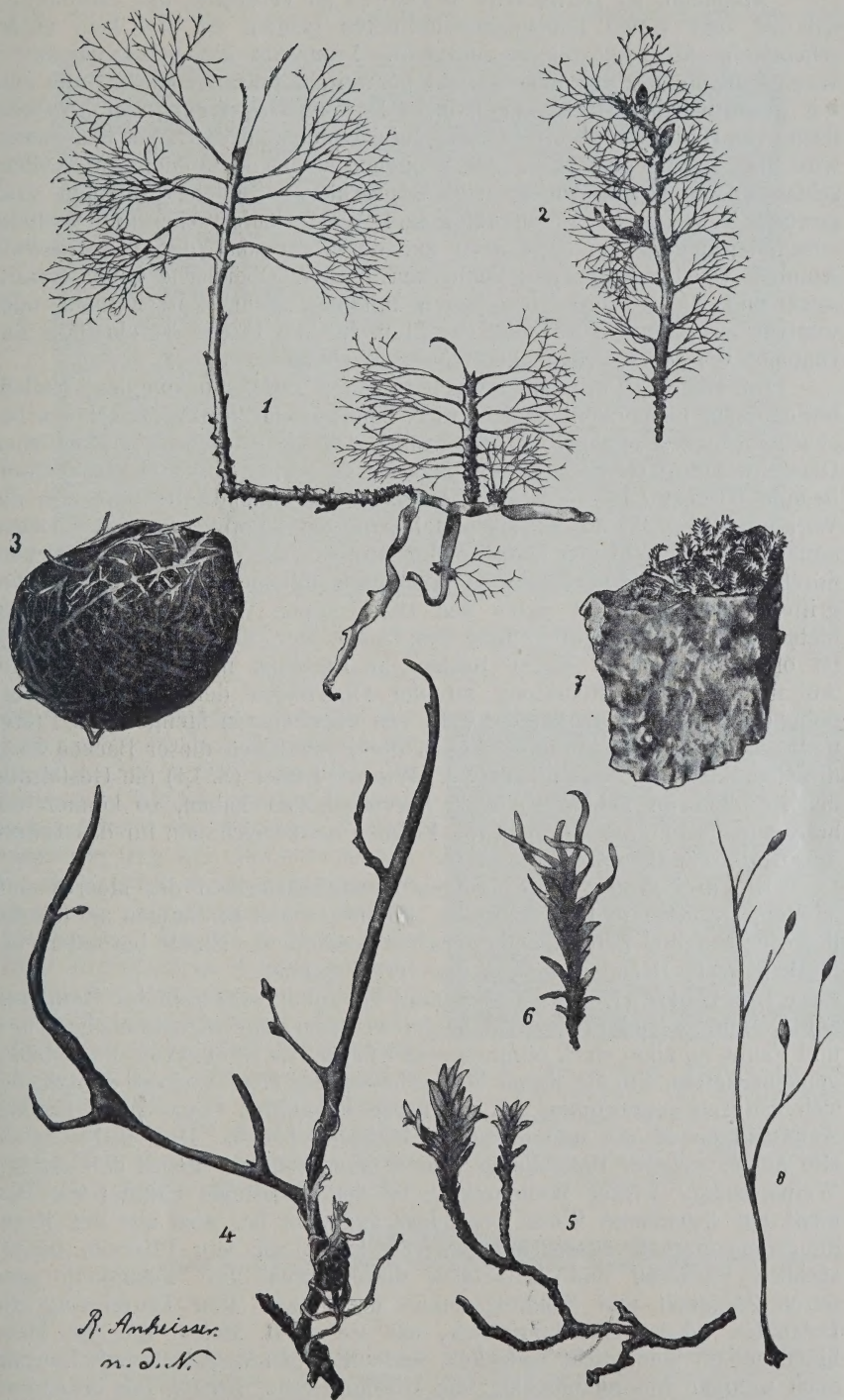


Fig. 45. *1—3 Podostemon schenckii* (*3* jung). *4—8 Podost. mülleri* (*4* und *8* alt, entblättert, *7* jung). Nat. Gr. Blumenau, Süd-Brasilien.

Allgemein ist Ruhe des Wassers so verbreitet und gewöhnlich, daß sie sehr vielen Lebensgemeinschaften gemein ist und kein unterscheidendes Merkmal für sie darstellt. Immerhin gibt es Organismenvereinigungen, bei denen sich nicht bezweifeln läßt, daß diese Ruhe eine der wesentlichsten Bedingungen ihres Daseins ist. Wenn man die Oberfläche von Binnengewässern in bezug auf das pleustonische Leben beobachtet, wird man alsbald bemerken, daß, wo neben strömendem oder dem Wellenschlag ausgesetztem Wasser ruhige, geschützte Stellen vorhanden sind, gewisse Tiere, z. B. Taumelkäfer und Wasserläufer, sich mit Vorliebe zusammenfinden. Es liegt auch auf der Hand, daß die so verbreitete Atmung von Insekten und Schnecken an der Oberfläche Ruhe voraussetzt und diese Tiere von Stellen mit bewegtem Wasser mehr oder weniger ausschließt. Für das Plankton, für die Fische ist ebenfalls das ruhende Wasser von ganz besonderer Wichtigkeit.

Im Meere kann man vielfach in einer Tiefe, die von den Wellenbewegungen nicht mehr erreicht wird, eine besondere Stillwasserfauna beobachten, ausgezeichnet z.B. in der Sagamibai in Japan durch die empfindlichen Glasschwämme (Hexactinelliden) Haarsterne (Crinoiden) und große dünnbeinige Krebse (*Macrocheira*). Besonders auffallend offenbart sich die Wirkung der Stille da, wo sie plötzlich mitten im wellenbewegten Ozean auftritt, nämlich in den Lagunen der Atolle. Das Wasser dieser Becken, durch Ebbe und Flut stets im Austausch mit dem offenen Meere begriffen, aber geschützt durch den ringförmigen Wall von Korallenkalk, bietet ganz andere Bedingungen des Lebens dar, als die Umgebung. Es ist oft der Reichtum dieser Becken an Plankton und das massenhafte Auftauchen dieses Planktons an der Oberfläche der Lagune hervorgehoben worden. Man hat sie z. B. von ungeheueren Mengen von Pteropoden dicht erfüllt gefunden. Auch die Bodenfauna dieser Becken zeigt die Charakterzüge des Stillwassers. Wie wir früher (S. 14) die Gestaltung der Korallen im ruhigen Wasser hervorgehoben haben, so können wir hier eine bestimmte Auswahl von Formen als bezeichnend für das Innere der Atolls erwähnen.

Die drei großen selbständigen Bewegungsformen des Meeres sind Wellen, Gezeiten und Strömungen. Ohne Zweifel bestimmen sie überall den Zustand der Lebensgemeinschaften wesentlich. Einige besonders bemerkenswerte Beispiele mögen das verdeutlichen.

Die Wellenbewegung kommt am auffallendsten in der Brandung zur Geltung. Und in der Tat haben wir eine sehr eigentümliche Flora und Fauna an allen stark umbrandeten Küsten. Es ist eine von den Lebensgemeinschaften, wie sie durch Wasserbewegung öfter erzeugt werden, die sich dadurch auszeichnen, daß die daran beteiligten Organismen vielfach Anpassungen in ein und derselben Richtung haben. Hier bedürfen sie alle neben sicherer Befestigung irgend eines Schutzes gegen den starken Wellenschlag. Dieser Wellenschlag ist der auslesende Faktor; was ihm nicht auf irgendeine Weise besonders angepaßt ist, wird aus der Brandungsgemeinschaft ausgeschlossen. So haben wir von Pflanzen hauptsächlich Fucaceen und Kalkalgen, diese durch ihre Festigkeit, jene durch Zähigkeit und Schmiegsamkeit geschützt. Von Tieren sind die Balaniden höchst charakteristisch, wie sie z. B. Molen, die ins Meer hinausgebaut sind, dicht bedecken, und mit ihnen vergesellschaftet, wenn auch weniger widerstandsfähig, die Miesmuscheln. Küsten mit besonders heftiger Brandung pflegen durch jene Dreiheit von Molluskentypen, die wir schon früher erwähnten, *Chiton*, *Patella* und *Haliotis* ausgezeichnet zu sein.

Auch in bezug auf die Brandung zeigen wieder die Korallenriffe (Fig. 46) vortrefflich die Abhängigkeit der Lebensgemeinschaften von

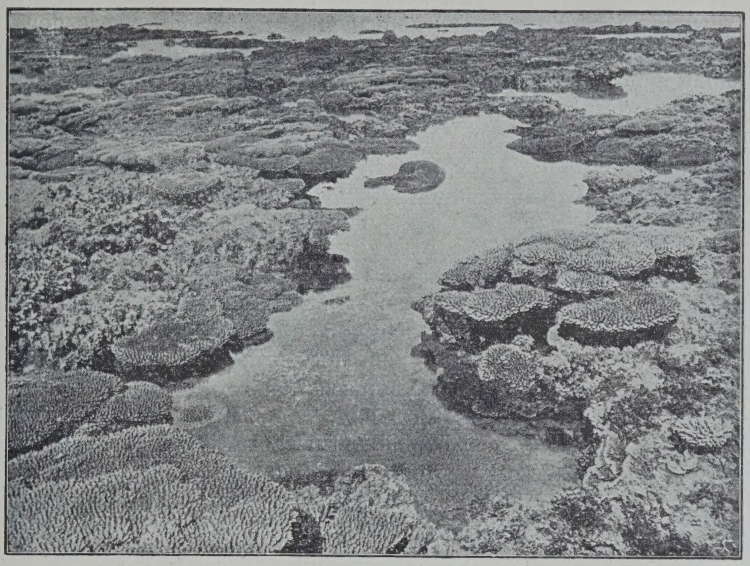


Fig. 46. Korallenriff in einer ruhigen Lagune Ostaustraliens, hauptsächlich aus *Madrepora convexa* bestehend. Nach Saville-Kent. Entnommen aus Kraepelin, Einführung in die Biologie, 2. Aufl.

der Wasserbewegung. Das Bild der Außenseite eines Korallenriffes ist oft ein durchaus anderes als das der Innenseite. Starke, massige Formen, insbesondere der Gattung *Porites* angehörig (Fig. 47), sind bezeichnend für sie, daneben weiche, schmiegsame aber zähe Organismen, wie gewisse Alcyonarien. Manchmal leben diese Tiere allerdings in Wasser von ein paar Metern Tiefe, wo nur bei Stürmen starke Bewegung herrscht. Die Riffe pflegen eine besondere Uferzone zu haben, die bei Niedrigwasser trocken fällt (Fig. 48). An deren äußerem Rande, wo das Riff allmählich steiler in die Tiefe abzufallen beginnt, findet sich dann häufig ein niedriger, sehr

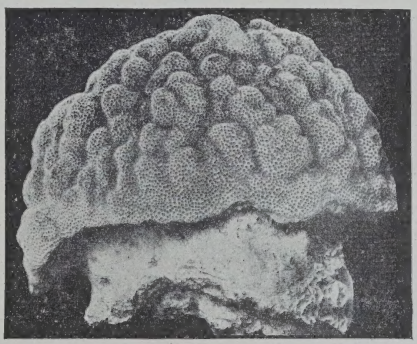


Fig. 47. *Porites* spec. Nach Vaughan. Aus: Hartmeyer, Die westindischen Korallenriffe und ihr Tierleben. Sammlung volkstümlicher Vorträge, III. Jahrg., Heft 2. Verlegt bei E. S. Mittler & Sohn, Berlin SW 68.

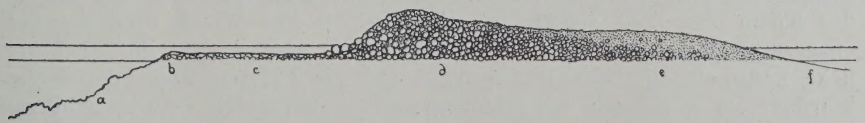


Fig. 48. Theoretischer Durchschnitt durch einen Atollring. *a* Außenzone lebender Korallen, *b* Kalkalgenkante, *c* Schorrefläche, *d* Anhäufung von Korallenschutt, *e* Sandanwehung, *f* Beginn der Lagune. Die beiden wagerechten Linien bezeichnen Hochwasser und Niedrigwasser. Orig.

fester Wall, der ganz von krustenförmigen Kalkalgen (Fig. 49) gebildet wird. Alle zarten, zerreißbaren und zerbrechlichen Tier- und Pflanzenformen, an denen die Lagune so reich sein kann, fehlen hier draußen. Nirgends aber wird die Brandung den Organismen so gefährlich, wie in den Polargebieten, wo das Wasser mit Eis beladen ist und die Schollen mit der Wellenbewegung unablässig an den Uferfelsen hin- und her-, auf- und abgescheuert werden. Hier gibt es dann überhaupt kein Leben mehr. Auch das ist schließlich ein Zeichen vom Einfluß der Brandung auf die Lebensgemeinschaften. Allgemein können wir sagen, daß die Brandung Gemeinschaften von festsitzenden Organismen erzeugt. Das ist aber nicht nur ihr eigentümlich, sondern jeder starken Wasserbewegung.

Die Wirkungen der Gezeitenbewegung sind von zweierlei Art; sie verursachen einerseits das regelmäßige Steigen und Fallen des Wassers, andererseits regelmäßige Strömungen in zwei entgegengesetzten Richtungen. Nur diese letzteren sind eigentlich von unmittelbarem Einfluß auf die Organismen, einem Einfluß, der dem der Brandung insofern ähnelt, als er die Aufnahme in die Lebensgemeinschaften hauptsächlich von der festsitzenden Lebensweise abhängig macht. So zeigen die gegen 200 m tiefen Kanäle zwischen den ostspitzbergischen Inseln, die von starken Tidenströmen durchflossen werden, eine Bodenfauna, die sich wesentlich aus Hydroidpolypen, Aktinien, Bryozoen, Spongien und Ascidien zusammensetzt. Besonders auffallend kann eine solche Strömungsfauna auch ausgebildet sein, wo ein größeres Hafenbecken mit dem offenen Meere durch einen engen Kanal in Verbindung steht, wie z. B. bei St. John's in Neufundland. Die Tidenströmungen an den Küsten spielen in dieser Beziehung eine größere Rolle, als die eigentlichen Meeresströmungen. Ihr Einfluß ist auch mittelbar insofern ein bedeutender, als sie den Boden fegen und Ablagerungen von Sand und Schlamm, die Vorbedingungen für mancherlei andere Lebensgemeinschaften, verhindern. Auf das Plankton wirken die Tiden derart, daß man an Küsten im Ebbestrom oft eine quantitativ ganz andere Zusammensetzung als im Flutstrom findet. Die Straße von Messina ist seit langem dadurch zoologisch berühmt, daß in ihr die Gezeitenströmungen Tiefenorganismen dem Oberflächenplankton untermischen.

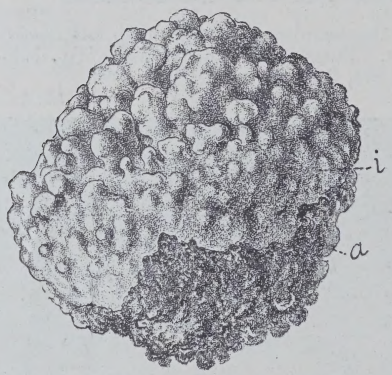


Fig. 49. Kalkalge (*Lithothamnium* spec.). *i* jüngere Schicht auf älterer Knolle (*a*).

Das Steigen und Fallen des Wassers mit Ebbe und Flut beeinflußt nicht eigentlich als Wasserbewegung die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften, sondern vielmehr nur mittelbar insofern, als sie an der Küste eine Zone schafft, die abwechselnd dem Wasser und der Luft ausgesetzt ist. Diese Zone, die Schorre, hat überall eine ihr eigentümliche Lebewelt, die, soweit sie nicht auf die Pfützen und Tümpel beschränkt ist, die auch bei Niedrigwasser gefüllt bleiben, die Fähigkeit besitzen muß, kürzere oder längere Zeit der Luft ohne Schaden ausgesetzt zu sein. Die geschützteren Stellen unter Steinblöcken und vorspringenden Felskanten pflegen da besonders reich, z. B. mit Spongien, Hydroiden, Aktinien und Ascidien, besiedelt zu sein. Auf dem Trockenen

bleiben besonders Schnecken zurück. Jene vorhin erwähnte Lebensgemeinschaft von *Fucus, Balanus* und *Mytilus* besiedelt an Mauern und Pfählen diese Zone. Ihre räumlich bedeutendste Ausprägung erlangt sie in den Watten, wo die Lebensgemeinschaft wieder eine ganz andere wird, weil der Boden lose, sandig oder schlickig ist. Bezeichnend für die Watten der Nordsee sind z. B. (s. unten S. 130) Borstenwürmer, hauptsächlich der Fischerwurm *Arenicola marina*, Muscheln, z. B. *Mya arenaria,* Crustaceen, teils in Löchern des Bodens, teils in den Pfützen lebend. Daneben sind Pflanzen (*Enteromorpha, Zostera*) meist selten. Eine verwandte Lebensgemeinschaft, doch wieder von ganz eigenem Gepräge, bildet sich in den Tropen unter den Mangroven. Zu den all-

Fig. 50. Mangrove (*Rhizophora mangle*) am Kongo. Nach Chun.

gemeinen Bedingungen schlickiger Watten kommen hier die besonderen hinzu, die jene von Stelzwurzeln getragenen Pflanzenbestände erzeugen (Fig. 50).

Von den Strömungen im Meere, als der dritten großen Bewegungsweise der ozeanischen Wassermassen, können wir ähnlich wie von den eben besprochenen Wasserstandsveränderungen mit Ebbe und Flut im wesentlichen nur mittelbare Einwirkungen auf die Gestaltung der Biocönosen berichten. Es wird erst später in ganz anderem Zusammenhange davon zu sprechen sein, wie diese Strömungen verteilend auf die Organismen des Meeres wirken. Hier mag ein Beispiel zeigen, wie

Strömungsverhältnisse Lebensgemeinschaften umgestalten können. Es gibt verschiedene Stellen, wo eine kalte und eine warme Strömung aufeinander treffen und ihr Wasser mischen, so z. B. auf der Agulhasbank, südöstlich der Neufundlandbank und nahe der La Plata-Mündung. Wenn die verschieden temperierten Wassermassen sich an diesen Stellen mischen, so müssen notwendig zahllose planktonische Organismen zu Grunde gehen, nur gewisse eurytherme Formen mögen sich erhalten und vermehren. Während also zwei Strömungen hier gegenseitig den Lebensgemeinschaften, welche sie in sich bergen, eine Grenze setzen, schaffen sie gemeinsam die Grundlage für eine neue. Jene massenhaft absterbenden Tiere und Pflanzen des Planktons aber dienen einer sich reich entwickelnden Bodenfauna zur Grundlage des Daseins.

Im Anschluß an die Strömungswirkungen mögen schließlich noch die Einflüsse jener ganz oberflächlichen, aber biologisch sehr wirksamen Wasserbewegungen erwähnt sein, welche von Winden erzeugt werden. Sie führen oft zu Verdichtungen der Gemeinschaften von Oberflächenorganismen, z. B. Medusen, Siphonophoren, im Süßwasser pleustonischen Pflanzen, wie *Lemna* u. a. Auch können solche Planktonten und Pleustonten an Orte verschlagen werden, die ihren Lebensbedürfnissen keineswegs gemäß sind. So sammeln sich z. B. bei auflandigen Winden oft Quallen in großen Mengen in Hafenbecken an, wo sie nur noch sehr ungünstige Lebensbedingungen finden. Auf hoher See entstehen bei manchen Winden Tierschwärme, d. h. Ansammlungen von Oberflächentieren in unter Umständen gewaltigen Massen und weiter Ausdehnung. Velellen z. B. können in mittleren Abständen von weniger als 1 m, Physalien in 10 m Abstand voneinander die Meeresoberfläche bedecken, kleinere Siphonophoren, Medusen und Salpen zu vielen unter 1 qm vereinigt sein. Das Golfkraut der Sargassosee (Fig. 53) findet sich vorwiegend streifenförmig angeordnet, augenscheinlich ebenfalls infolge von Windwirkung auf das Wasser. Die Planktonexpedition beobachtete in der stromlosen Sargassosee die Schwärme der Oberflächentiere in unverkennbarer Abhängigkeit von erhöhten Windstärken. Es zeigt sich, daß die unter der Oberfläche schwimmenden Tiere mehr durch Strömung, die an der Oberfläche flottierenden mehr durch Winde zu Scharen verdichtet werden.

Zum Schluß sei noch eine sehr charakteristische Lebensgemeinschaft erwähnt, die stärkster Wasserbewegung ausgesetzt ist und hochgradig von ihr beeinflußt wird. Am Rumpf der Seeschiffe bildet sich regelmäßig, trotzdem sie heute durch giftige Farbanstriche viel mehr als früher dagegen geschützt werden, ein Bewuchs widerstandsfähiger Organismen, der in einer oberen Zone aus Algen, besonders *Enteromorpha*, weiter unten aus Tieren, besonders *Balanus*, Serpuliden, Bryozoen, Hydroiden, Muscheln, Lepadiden u. a. besteht. Manchmal bedeckt dieser Bewuchs gleichmäßig den ganzen Schiffsrumpf. In vielen anderen Fällen zeigt sich aber eine auswählende Wirkung des Wassers, sowohl nach den Orten am Schiff wie nach den Arten der Tiere. Empfindliche Organismen, wie zarte Hydroiden, treten dann nur an geschützten Stellen auf. Das beobachtet man überall, wo „totes Wasser“ entsteht. Andere Bestandteile des Bewuchses ertragen dagegen stärkste Bewegung, denn selbst an der Schraube können lebende Tiere, *Balanus* z. B. und Serpuliden, in großer Menge vorkommen.

Was wir im Meere so vielfach beobachten, kehrt im Süßwasser wieder. Zumal in schnell fließenden Gewässern, am meisten in

eigentlichen Bergbächen, treten Lebensgemeinschaften auf, deren Zusammensetzung, wie schon gesagt, ein unzweifelhaftes Erzeugnis der Wasserbewegung ist. Von Pflanzen — wenn wir von den wunderbaren tropischen Podostemonaceen (Fig. 45) absehen — gehören gewisse flutende oder krustige Algen und Moose (*Fontinalis*) hierher. Die Tierwelt ist ausgezeichnet durch die Schnecken der Gattung *Ancylus*, gewissermaßen in ihrer in der Strömung am wenigsten gefährdeten Hutform ein Gegenstück zu der marinen *Patella*, durch eine Anzahl in Gehäusen festsitzender Insektenlarven und -puppen, wie die von Simulien und verschiedenen Phryganiden, darunter jene früher erwähnten Formen, die Fangnetze spinnen, schließlich durch allerlei Arten, die unter und zwischen den Steinen, mit ihrem flachen Körper scharf dem Stein angepreßt, leben, wie die Larven von Perliden, die hier ganz besonders bezeichnend sind, und Ephemeriden, sowie die stets in Mengen vorkommenden Planarien. Konvergente Anpassungen sind in diesen Gemeinschaften ganz besonders häufig. Sie haben auch insofern etwas ganz Besonderes an sich, als sich vielfach die Stärke und Richtung der Strömung in der Anordnung der Organismen ausprägt. Manche sind gewissermaßen nur trotz der Strömung da und bevorzugen geschützte Stellen, andere scheinen gerade wegen der Strömung hier vorzukommen und sich mitten in der schärfsten Wasserbewegung anzusiedeln. Die Puppen von *Simulium* sitzen mit ihren tütenförmigen Hüllen gern an langen flutenden Blättern, alle mit dem Kopfende stromabwärts, während andererseits Phryganiden ihre Bauten gerade dem Strom entgegenstellen. Die Forellen, welche auch hierher gehören, finden sich in der Ruhe an ganz bestimmten Plätzen hinter Steinblöcken oder Ufervorsprüngen. Wie Bergbäche zeigen natürlich auch schnell fließende Flüsse und Ströme solche Lebensgemeinschaften (s. unten S. 133). Oft ist es überraschend, wie in einem ruhig fließenden Wasser an einer Stelle, wo die Geschwindigkeit plötzlich eine beträchtliche wird, diese andersartigen Lebensgemeinschaften auftreten, so z. B. an Wehren.

Die Wasserbewegung erzeugt jedoch in Strömen auch auf mittelbare Weise eine charakteristische Vergesellschaftung, ähnlich wie im Meere, nämlich das sogenannte Stromplankton oder Potamoplankton. Diese Gemeinschaft ist da, wo wir sie finden, nicht eigentlich beheimatet. Das fließende Wasser trägt ja alles mit sich fort, die Vorbedingungen für die Erzeugung eines eigenen Planktons sind im ganzen nicht gegeben. So lebt in der Hauptsache nur das im Strom, was ihm aus Nebengewässern zugetragen worden ist. Einzellige Organismen bilden vielleicht in den Tagen ihres Laufes zum Meere noch eine Anzahl Generationen, vielzellige aber nicht. Dabei ist jedoch das Stromplankton dem der Heimatgewässer gegenüber nicht nur nach der Individuenzahl, sondern auch in bezug auf die Artenzahl verarmt, weil manche Organismen im strömenden Wasser zugrunde gehen. Wegen der Mannigfaltigkeit ihrer Ursprungsstätten ist diese Gesellschaft eine ausgesprochen gemischte.

C. Die Wärme.

Ohne Zweifel sind die Höhe und die Schwankungen der Temperatur an einem Orte, noch mehr die Wärmemengen, welche ihm zugeführt werden, von der größten Bedeutung für die Lebensgemeinschaften, welche ihn bewohnen. So unmittelbar in die Augen fallend, wie bei den vorbesprochenen Faktoren, ist das allerdings nicht, weil wir im allgemeinen keine Gelegenheit haben, auffallende Temperaturkontraste im Wasser zu

beobachten. Der Vergleich verschiedener Breitengrade aber, noch mehr der Vergleich der Jahreszeiten zeigt deutlich, wie die Wärme Lebensgemeinschaften ausbildet.

Betrachten wir jedoch zunächst wieder die Wirkung von Temperaturextremen. Die höchsten Wärmegrade, welche wir in Gewässern finden, entstammen nicht der Erwärmung durch die Sonne, sondern wir beobachten sie in heißen Quellen. Das Leben erduldet hier zum Teil sehr hohe Grade der Temperatur. Die Maxima, welche ertragen werden, gehen bei Metazoen, z. B. Schnecken und Ostrakoden, nicht weit über 45°, bei Protozoen etwa bis 55°, bei Algen, besonders Cyanophyceen bis über 80°, bei Schwefelbakterien wohl bis 90°. Was diese Lebensgemeinschaften besonders kennzeichnet, ist die Beteiligung nur ganz bestimmter, besonders niedrigstehender Pflanzen- und Tierformen, und ferner die Zusammensetzung der Gemeinschaften aus wenigen Arten. Armut, geringe Mannigfaltigkeit ist auch hier wieder für die außergewöhnlichen Bedingungen eigentümlich.

Das Entgegengesetzte, außerordentlich niedrige Temperatur, kommt für die Wassertiere nicht in Betracht. Süßwasser kühlt nicht unter 0°, Meerwasser nicht unter —3° ab, und diese Wärmegrade haben nicht die Bedeutung von Extremen für das Leben. Wollen wir jedoch den Begriff Wasser rein chemisch, ungeachtet der Veränderung des Aggregatzustandes, fassen, so würden wir Eis und Schnee mit zu berücksichtigen haben, falls es Lebensgemeinschaften gibt, für die sie das Medium sind, und falls es sich dabei um hydrische Organismentypen handelt. Man hat von einem Kryoplankton oder Schneeplankton gesprochen. Dabei handelt es sich um Organismen, die an der Oberfläche des Schnees in Polargebieten und im Hochgebirge vorkommen und bis etwa 5 cm tief ihn durchsetzen. Auf dem Eise pflegen sie nur an der Oberfläche, also sozusagen pleustonisch zu leben. Am bekanntesten ist der Flagellat *Sphaerella nivalis* (Fig. 51), der den Schnee rot färbt. Dazu kommen allerlei andere einzellige Pflanzen, besonders Desmidiaceen und Cyanophyceen. An der Oberfläche des Schnees und Eises leben ferner Springschwänze, wie der „Gletscherfloh" (*Desoria nivalis*). Wenn man will, kann man diese Lebensgemeinschaft einer solchen vergleichen, wie sie manchmal im Süßwasser aus Flagellaten des Oberflächenhäutchens (z. B. *Chromulina rosanoffi*) und Springschwänzen entsteht.

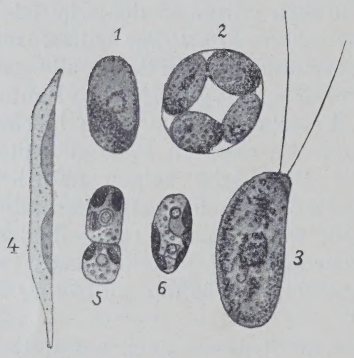


Fig. 51. Schnee- und Eisalgen. *1—3 Sphaerella nivalis, 4 Raphidium nivale, 5—6 Ancylonema nordenskjöldii.* Nach Chodat.

Die gewöhnlichen Temperaturen in den Gewässern der Erde wirken teils durch ihre Grade, teils durch ihre Schwankungen auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften. Gemäß den Wärmeschwankungen setzen sie sich bald mehr aus stenothermen, bald mehr aus eurythermen Organismen zusammen. Und ferner muß man insbesondere bei den stenothermen zwischen Kalt- und Warmwasserformen unterscheiden. Aus stenothermen Kaltwassertieren besteht z. B. die Tiefseefauna im Meere (außer dem Mittelmeer) und zum Teil auch im Süß-

wasser. Bringt man tropische Tiefseetiere in das Oberflächenwasser, so gehen sie schnell zugrunde, da sie das warme Wasser nicht ertragen. Aus vorwiegend sehr eurythermen Organismen müssen sich die Gemeinschaften kleinster süßer Gewässer zusammensetzen, da sie an den Temperaturschwankungen des Erdbodens stark teilnehmen.

Die zonalen Unterschiede in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften sind so ausgeprägt, daß man bei einiger Erfahrung den Fängen, die dem Flachwasser des Meeres entstammen, immer mehr oder weniger deutlich die Breite ansieht, aus der sie etwa herkommen. Auch beim Plankton tritt meist unverkennbar hervor, ob es aus Warmwasser- oder Kaltwasserzone stammt. Diese Unterschiede, von denen später ausführlicher gesprochen werden soll, beruhen darauf, daß es für die meisten Organismen ein Optimum der Wärme gibt, dessen Lage im Zusammenhang mit der größeren oder geringeren Fähigkeit, Schwankungen zu ertragen, über das Vorkommen der Art entscheidet.

Die Einwirkungen der Wärme auf die Lebensgemeinschaften des Süßwasser äußern sich bei uns besonders in den jahreszeitlichen Veränderungen. Die Üppigkeit des Lebens im Sommer, zumal in kleinen stehenden Gewässern, neben der Armut im Winter, so bekannt, daß nicht weiter darüber gesprochen zu werden braucht, sind ja unzweifelhaft in erster Linie durch die Temperaturunterschiede bedingt. Zu beachten ist dabei, daß die Sommerwärme nicht nur unmittelbar auf das Leben im Wasser wirkt, sondern auch auf vielerlei Wegen mittelbar, z. B. insofern, als sie das reiche Insektenleben in der Luft hervorruft und dies dann die Gewässer mit Eiern, Larven und Puppen bevölkert. Ein anschauliches Bild von dem Wandel der Lebensgemeinschaften mit dem Wandel der Temperatur geben besonders Jahresreihen von Planktonproben. Aber allerdings wird es sich bei ihnen zugleich auch um Lichtwirkungen handeln. Genauere Untersuchungen gestatten, an einzelnen Arten zu verfolgen, wie ihre Individuenzahl von den Jahreszeiten, ja bei Protisten sogar, wie sie von zufälligen Temperaturschwankungen abhängig ist. Naturgemäß folgen die biologischen den thermischen Schwankungen immer um eine kleine Zeitspanne nach.

Sehr charakteristische Lebensgemeinschaften erzeugt die Wärme mittelbar dadurch, daß sie den Aggregatzustand des Wassers ändert, d. h. daß sie das Wasser, in den gasförmigen und den festen Zustand überzuführen vermag. Wo ein Gewässer derart ist, daß es in den Zeiten extremer Temperaturen sein Wasser durch Austrocknen und Ausfrieren ganz verlieren kann, sind viele Organismen ausgeschlossen. Die Lebensgemeinschaft besteht dann aus jenen Tier- und Pflanzenformen, welche auf irgendeine Weise den wasserlosen Zustand überdauern können. Wir haben oben (S. 64) deren eine Anzahl erwähnt. Die Lebensgemeinschaft ist wieder eine von denen, die durch zahlreiche Konvergenzbildungen ausgezeichnet sind, durch gleichsinnige Anpassungen an die gleichen Lebensumstände. Zu den eintrockenbaren Tieren können übrigens solche hinzukommen, die nur vorübergehende Gäste des Gewässers sind, besonders Insektenlarven, die im günstigen Falle den Tümpel schon wieder verlassen haben, bevor ihn das Wasser selbst verläßt.

Eine besondere Eigentümlichkeit von Gewässern dieser Art pflegt auch die zu sein, daß das nach der Neubewässerung entstehende Leben sich mit außerordentlicher Geschwindigkeit entwickelt. Das ist besonders auch für die heißen Länder wichtig, in denen diese Art Lebensgemeinschaften bei dem Wechsel von Regen- und Trockenzeit eine viel größere Bedeutung

haben als in Deutschland. Überhaupt muß ja der Umstand, daß bei höheren Temperaturen alle Lebensvorgänge mit viel größerer Geschwindigkeit ablaufen, für die Vorgänge in jeder Lebensgemeinschaft von größter Bedeutung sein. Wir wissen über diese wichtigen Dinge, insbesondere über die Geschwindigkeiten der Vermehrung und des Absterbens in Lebensgemeinschaften, leider noch so gut wie nichts.

D. Das Licht.

Ähnlich wie die Wärme bestimmt das Licht hauptsächlich die Verteilung des Lebens im Großen, wie später gezeigt werden soll; es steht mit ihr zusammen insofern in einem gewissen Gegensatz zu der Bewegung und den gelösten Stoffen, die, mehr von Ort zu Ort wechselnd, mehr die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften an jeder Stelle besonders bestimmen. Alle Lebensgemeinschaften, an denen Pflanzen beteiligt sind, stehen unter dem Einfluß des Lichtes, seiner Art, seiner Stärke und seiner Menge im Tageslaufe. Aber auch wo Pflanzen fehlen, kann noch das Licht mitbestimmend wirken. Ist doch der Biocönose der Tiefsee nicht nur eigentümlich das Fehlen der Wesen, die unbedingt des Sonnenlichtes bedürfen, sondern auch die besondere Bevorzugung solcher, die selbst Licht erzeugen und das Organismenlicht zu nutzen vermögen. Es ist das abermals eine von jenen Lebensgemeinschaften, die durch gleichsinnige Anpassungen ihre Einheitlichkeit zur Anschauung bringen, in diesem Fall durch ausgeprägte photische Anpassungen.

Wenn die Vorliebe der Algen für größere oder geringere Lichtstärken es dahin bringt, daß wir in etwas tieferem Wasser Pflanzengemeinschaften finden, die als Schattenfloren bezeichnet werden können, so ist es auch verständlich, daß an Stellen, wo örtlich Schatten herrscht, diese Schattenfloren auch unmittelbar an der Oberfläche wiederkehren. Nicht nur unter überhängenden Felsen und in dämmerigen Höhlen finden sich z. B. am Golf von Neapel Pflanzenvereine, die denen der dämmerigen Wassertiefe entsprechen, sondern selbst im freieren Wasser, wo größere dichtstehende Algen den Grund überschatten, leben in ihrer Gemeinschaft, im Schutze ihrer blattförmigen Thallen solche Dämmerungspflanzen. Es offenbart sich da, wie auch das Licht einmal eine örtlich begrenzte Lebensgemeinschaft hervorrufen kann.

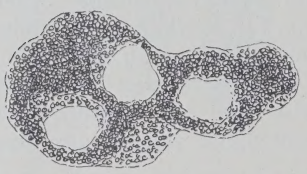


Fig. 52. *Clathrocystis aeruginosa.* Stark vergr. Orig.

Nicht der höchsten Fülle des Lichtes entspricht die höchste Fülle des Pflanzenlebens. Die Oberfläche der tropischen Hochsee pflegt, gewisse Ausnahmen abgerechnet, schwächer besiedelt zu sein als etwas tiefere Schichten. Aber zuweilen treten im Süßwasser auf Seen ausgeprägte Oberflächengemeinschaften, augenscheinlich irgendwie bedingt durch die Lichtfülle des Hochsommers, hervor, die hier um so mehr Erwähnung verdienen, weil sie sich unmittelbar dem Auge darbieten. Es sind die Wasserblüten, die weithin die Seefläche färben können. Vorwiegend die blaugrünen Algen erzeugen sie, wie z. B. *Clathrocystis* (Fig. 52) und *Anabaena*, aber es gibt auch solche von Grünalgen, und in wunderbarem Goldglanz leuchtet die wohl mehr auf kleinere Gewässer beschränkte Wasserblüte von *Chromulina rosanoffi*, einer Chrysomonadine (Flagellat). Auch bei diesen Pflanzenvereinen der äußersten Lichtfülle

tritt wieder die Eintönigkeit hervor, ganz wie bei den anderen Faktoren, in den Grenzfällen.

Wie die Stufen der Beschattung mit der zunehmenden Meerestiefe, so erzeugen naturgemäß auch die jahreszeitlichen Lichtschwankungen gemeinsam mit denen der Temperatur, Reihen von Lebensgemeinschaften verschiedener Zusammensetzung. Das zeigt besonders die zahlenmäßige Darstellung einer Planktongemeinschaft durch den ganzen Kreislauf des Jahres. Die absoluten Werte der Individuenzahlen sind naturgemäß im Sommer viel höher als im Winter. Das Wasser ist zur warmen, lichten Jahreszeit viel dichter besiedelt. Die Zusammensetzung ist aber in hohem Grade unabhängig davon. Wir haben in der Tat in verschiedenen Monaten ganz verschiedene Lebensgemeinschaften vor uns, deren Unterschiede wohl zum Teil durch das Auf- und Ab der Wärme, hauptsächlich aber ohne Zweifel durch das Licht bestimmt werden.

E. Die Schwebstoffe und Triebstoffe.

Als ein letzter wichtiger, dem Wasser eigentümlicher, die Gestaltung der Lebensgemeinschaften bestimmender Faktor sei schließlich noch der Detritus genannt. Er erfüllt alle Gewässer, die bewegten mehr als die stehenden, die Küstennähe mehr als die Hochsee. Seine Bedeutung ist eine doppelte. Einerseits dient er, wie sich immer deutlicher herausstellt, als Nährmaterial, andererseits bewirkt er Störungen durch Trübung und Verschlammung des Wassers. Es sind besonders Lebensgemeinschaften des Grundes, die sich auf den Detritus gründen. Daß eine ganze Reihe Tiere am Boden des Kattegats ihre Daseinsmöglichkeit nur in dem dort treibenden Detritus findet, wurde schon erwähnt. Besonders auffallend ist es, wie sich eine ganze Lebensgemeinschaft auf dieser Basis aufbaut, wenn man die Bodenbesiedelung in Abwassergebieten beobachtet. Es gibt da Biocönosen von einer Fülle von Tieren, die nur aus der Fülle des Detritus verständlich wird, der dem Wasser unablässig zugeführt wird. Zum Teil nutzen diese Tiere die noch schwebenden fein verteilten Stoffe aus, wie die kleinen Muscheln der Gattung *Sphaerium*, zum Teil fressen sie das frisch abgelagerte Material von der Oberfläche des weichen Grundes weg, wie die Schnecken, zum Teil wühlen sie in der Tiefe des Schlammes, der ja auch aus Detritus entstanden ist, wie die Schlammwürmer, die Tubificiden. Als eine dritte, in letzter Linie ganz auf Detritusnahrung gegründete Lebensgemeinschaft sei schließlich noch wieder die der Tiefsee genannt, die später noch ausführlicher besprochen werden soll.

Die schädliche Wirkung von Detritusablagerung ist im Inneren der Lagunen von Atollen oft sehr auffallend. Eine neuere Theorie der Korallenriffe sieht diese Ablagerung geradezu als Hauptfaktor bei der Entstehung der Atollform an. Ähnliche Wirkungen auf die Lebensgemeinschaften des Bodens gibt es überall. Viele Organismen sind sehr empfindlich für Verschlammung. Die einen werden früher, die anderen später darunter zugrunde gehen. Schlammablagerung kann eine ganze Gemeinschaft zerstören und eine neue an ihre Stelle setzen. Übrigens hat der Detritus oft auch mittelbar einen nachteiligen Einfluß auf die Lebensgemeinschaften insofern, als an ihm eine starke Sauerstoffzehrung stattfindet, welche die Atmung beeinträchtigt. Und ferner wirkt er lichtvermindernd und damit hemmend auf die Assimilation der Pflanzen.

Wir schließen hier endlich noch die Einwirkung der an der Oberfläche des Wassers treibenden Körper an; ihr Dasein an dieser Stelle, ihr Auftauchen inmitten der einsamsten Hochsee ist ja eine Wirkung der

Tragkraft und Bewegung des Wassers und gehört in letzter Linie mit zu den hydrischen Faktoren. Die Bedeutung solcher Körper, wie Treibholz, schwimmende Flaschen, Schlacken, Tange, Bimstein usw. für die Ausbildung besonderer Lebensgemeinschaften ist in der Tat eine sehr große. Sie beruht darauf, daß sie imstande sind, aus dem weiten Gebiet, welches sie im Laufe der Zeit durchschwimmen, und in dem Substrate für die Ansiedlung äußerst selten sind, tierische und pflanzliche Keime aufzunehmen und ihnen zur Ansiedlung Gelegenheit zu geben. Charakteristisch sind besonders Lepadiden für diese Gemeinschaft. An den Büscheln von Sargassum, welche in ungeheueren Mengen im nordatlantischen Ozean das Gebiet zwischen Westindien und den Azoren einnehmen, sitzen regelmäßig massenhafte Organismen (Fig. 53), von Pflanzen blaugrüne Algen und Diatomeen, von Tieren Hydroiden, Bryozoen, *Spirorbis*, seltener Lepadiden, auch Synascidien u. a. Dazwischen findet man von freilebenden Tieren verschiedene Nacktschnecken, Krebse, Turbellarien usw. Es handelt sich also um eine Lebensgemeinschaft „benthonischer" Tiere, weit entfernt von dem Meeresboden und der Küste.

Fig. 53. Treibender Sargassumzweig, besiedelt mit den Hydroiden *Aglaophenia* und *Clytia*, der Bryozoe *Membranipora* und dem Polychäten *Spirorbis*. Nach Hentschel.

Wir haben hiermit die Standortsbedingungen, welche im weitesten Sinne als „hydrische" bezeichnet werden können, im wesentlichen erschöpft. Es kommen für die Entstehung der Lebensgemeinschaften im Wasser naturgemäß auch noch andere in Frage, die bei streng hydrobiologischer Fragestellung dem Gedankengange ferner liegen und daher hier nur kurz erwähnt werden sollen. Insbesondere wäre noch der Einfluß des Bodens hervorzuheben. Seine Bedeutung ist im Wasser nicht so groß, wie sie auf dem Lande besonders für die Pflanzen ist. Seine chemische Beschaffenheit kommt meist erst durch Vermittelung des lösenden Wassers zur Geltung. Sehr wichtig ist dagegen seine Gestaltung. Schlickgrund, Sandgrund, Felsgrund pflegen durchaus eigentümliche Lebensgemeinschaften zu besitzen. In vielen Fällen wirken Wasserbewegung und Bodenbeschaffenheit in bestimmender Weise zusammen, wie z. B. allgemein im strömenden Süßwasser. In größtem Umfange schafft sich das Wasser selbst seinen Boden, und zwar ganz vorwiegend aus den Resten der Tiere, welche es bevölkern. Es sei nur an den aus Foraminiferenschalen gebildeten Globigerinenschlick der Tiefsee erinnert oder an

die „Gyttja“ der Seentiefe im Binnenlande, einen meist aus Fäkalien der Tiere des Sees bestehenden Schlamm. Die Wirkungen solcher Bodenarten auf das Tierleben, die Erzeugung der ihnen eigentümlichen Lebensgemeinschaften läßt sich also in der allgemeinen Verkettung der Vorgänge in den Gewässern auch als eine Weiterwirkung von Eigenschaften des Wassers selbst betrachten. Doch liegen Wasser und Lebensgemeinschaft in diesen Zusammenhängen schon zu fern voneinander, als daß es berechtigt wäre, hier ausführlicher darauf einzugehen. In der unten zu gebenden speziellen Übersicht der Lebensgemeinschaften wird der Einfluß der Bodenarten und anderer außerhydrischer Faktoren des öfteren hervortreten.

2. Die vitale Vereinigung der Organismen.

Wir haben bisher die Lebensgemeinschaft gewissermaßen wie eine Summe einzeln nebeneinanderstehender Tiere und Pflanzen behandelt, die wir als eine Einheit betrachten konnten, weil auf jeden einzelnen der Bestandteile die gleichen Einflüsse von der Umwelt ausgeübt werden wie auf jeden andern. Die Einheit des Standortes, in jenem weiteren Sinne des Wortes, wie es oben verstanden wurde, war uns der wesentliche Grund dieser Betrachtungsweise. Wir würden von einer Standortsgemeinschaft oder Bedingungsgemeinschaft haben sprechen können und würden uns damit vielleicht richtiger ausgedrückt haben, denn es sind nicht die Lebensvorgänge der Organismen unmittelbar, auf denen diese Art der Verbindung beruht.

Nun sind aber in der Tat diese Bedingungsgemeinschaften zugleich Gemeinschaften des Lebens. Sie werden nicht nur äußerlich zusammengehalten, sondern sind auch innerlich vielfältig verkettet. Zusammenhänge vitaler Art binden jeden Organismus an viele andere. So wenig eines von diesen Tieren und Pflanzen ohne die Standortsbedingungen gedacht werden kann, ebensowenig kann es das ohne seine Genossen. Die Standortsgemeinschaften sind gewissermaßen „durchorganisiert“. Und erst hier liegt der eigentliche Grund, die wirkliche Berechtigung, von Lebensgemeinschaften zu sprechen, hier, wo wir das Leben selbst gemeinschaftbildend wirken sehen. Hier erst zeigt sich, daß die Glieder einer solchen Gemeinschaft wirklich zusammen gehören, nicht blos nebeneinander stehen.

Die Beschränkung der Betrachtung auf einen Ort, die Auffassung der Lebensgemeinschaft als Ortsgemeinschaft hat, wie schon oben (S. 87) auseinander gesetzt wurde, gewisse Schwierigkeiten, die darin liegen, daß das Leben auf der Erde ein Kontinuum ist und nicht ohne Zwang gestattet, einen Ausschnitt für sich allein zu denken. Diese Schwierigkeit erhöht sich noch beträchtlich, wenn man nach den vitalen Zusammenhängen fragt. Denn wenn schon im allgemeinen die Wahrscheinlichkeit vitaler Beziehungen zwischen zwei Organismen um so größer ist, je geringer ihr örtlicher Abstand, so kann es doch Tiere oder Pflanzen geben, die sich im Raume fast berühren und dabei in ihrem Leben so gut wie nichts miteinander zu tun haben. Und andererseits gibt es solche, die räumlich weit voneinander getrennt sind und doch in unbedingter enger „Lebensgemeinschaft“ zueinander stehen, so daß das Dasein der einen am einen Ort ohne das der anderen am anderen Ort gar nicht zu denken ist. Beispiele dafür bieten z. B. oft die Beziehungen zwischen freischwebenden und bodengebundenen Organismen. Wenn wir oben davor warnten, unter einer Lebensgemeinschaft etwas räumlich Abgeschlossenes sich vor-

zustellen, vielmehr nur die Gesamtheit des Lebens in der Umgebung eines Punktes, so müssen wir jetzt noch bei dem Begriff „Umgebung" etwas unbegrenzt Ausgedehntes denken, dessen einzelne Punkte nicht nach ihrer Entfernung, sondern nach der Enge und Festigkeit gesetzmäßiger Beziehungen, in denen sie zu dem Ausgangspunkte der Untersuchung stehen, bewertet und in Betracht gezogen werden müssen. Obwohl man praktisch schlecht auskommen wird, ohne von einer Lebensgemeinschaft zu sprechen, als wäre sie ein „Stück" Natur, ein Ding, wird man doch nie vergessen dürfen, daß es eigentlich nicht ein Ding, sondern nur einen Zustand gibt, der diesen Namen verdient.

Wenn wir unser Augenmerk allein auf die Beziehungen der Wasserorganismen zueinander richten, so haben wir es eigentlich nicht mit einem hydrobiologischen Gegenstande im strengen Sinne des Wortes zu tun. Wir werden aber einer Berücksichtigung dieses Gegenstandes nicht entraten können, wenn wir die Lebensgemeinschaften als Einheiten in ihrer Abhängigkeit von den Bedingungen des Mediums wirklich verstehen wollen. Erst wenn wir die vitalen Zusammenhänge kennen, haben wir statt der Vielheit eine Ganzheit vor uns und können die geschlossene Lebensgemeinschaft in ihrer Abhängigkeit von dem geschlossenen Bedingungskomplex des Standortes betrachten. Ein Zweites kommt hinzu, und das ist in unserem Gedankengange das Wichtigere: Wir werden finden, daß es kaum einen einzigen unter den wesentlichen vitalen Zusammenhängen im Wasser gibt, der nicht durch das Wasser selbst wieder beeinflußt würde. Bald modifiziert das Wasser die Beziehungen der Organismen zueinander, bald spielt es die Rolle eines mehr oder weniger wichtigen Vermittlers zwischen ihnen usw. So ist schließlich auch der innere Zusammenhang der Lebensgemeinschaften im Wasser an keinem Punkte unabhängig vom Wasser zu denken.

A. Fortpflanzungsbeziehungen.

Unter allen Vergesellschaftungen sind die einfachsten, klarsten, verständlichsten diejenigen, welche im Zusammenhange mit der Fortpflanzung stehen. Es handelt sich da nur um die Individuen einer Art, und der physiologische Sinn ihrer Beziehungen zueinander ist völlig klar. Die Bedeutung des Wassers bei solchen Beziehungen ist, wie schon früher erwähnt wurde, hauptsächlich darin zu sehen, daß es als Überträger der Geschlechtsprodukte dient. Es spielt aber auch in mancher anderen Weise eine Rolle.

Ganz allgemein wird die geschlechtliche Fortpflanzung eine gewisse Nähe der männlichen und weiblichen Individuen zueinander voraussetzen. Man muß annehmen, daß die Dichtigkeit, in der eine Art an einer Stelle heimisch sein kann, eine untere Grenze hat, weil bei zu geringer Dichtigkeit die Fortpflanzungsgelegenheit zu gering werden und die Art aussterben müßte. Bei Tieren, bei denen eine Begattung stattfindet, sollte man annehmen, daß diese Nachbarschaft verhältnismäßig enger sein muß als bei solchen, wo das Wasser die Geschlechtsprodukte überträgt. Denn bei diesen wird gewissermaßen der Wirkungsbereich eines Männchens, sofern es nur reichlich Spermatozoen erzeugt, durch das Wasser selbst gewaltig ausgedehnt. Wenn Begattung notwendig ist, so pflegt allerdings meist auch Bewegungsfähigkeit vorhanden zu sein, die wiederum die Grenze der notwendigen Dichtigkeit heraufsetzt. — Dies alles sind leider nur theoretische Erwägungen, für die wir Beispiele aus der Erfahrung über die Lebensgemeinschaften im Wasser nicht anführen können.

Wir besitzen jedoch Kenntnisse von gewissen großen Massenversammlungen, die regelmäßig zur Fortpflanzungszeit bei nektonischen Tieren stattfinden und danach wieder zurückgehen, wo vorübergehend Lebensgemeinschaften gebildet werden, die durch die außerordentliche Dichtigkeit gekennzeichnet sind, in der eine oder wenige Arten in ihnen auftreten. Der Sinn der ungewöhnlichen Verdichtung liegt in dem Bedürfnis, die Geschlechtsprodukte unter Vermittelung des Wassers zu vereinigen oder die Jungen an geeigneten Orten außerhalb des Wassers abzusetzen. Der Sinn der Wiederauflösung dieser Tiervereinigungen liegt darin, daß im Gegensatz zur Fortpflanzung die Ernährung einer Art gewöhnlich eine gewisse Zertreuung voraussetzt.

Als Beispiele mögen vor allem die massenhaften Zusammenscharungen von Fischen dienen. An den Küsten Neufundlands erscheinen im Juni die arktischen Stinte (*Mallotus villosus*) in so ungeheueren Mengen, daß viele von ihnen von den Wogen auf den Strand geworfen werden und in manchen Buchten so massenhaft liegen können, daß sie einen zusammenhängenden Streifen längs des Ufers bilden. Bald danach kommen Scharen nektonischer Tintenfische (*Illex illecebrosus*) ebenfalls zum Laichen. Noch später tauchen Heringe auf. Alle diese Laichwanderer werden von den Stockfischen verfolgt, auf die sich die berühmte neufundländische Fischerei gründet. Die Wanderungen der Heringe in den europäischen Gewässern führen zu derartigen Zusammenscharungen, daß die Fische sich fast gegenseitig aus dem Wasser drängen und der Oberfläche, ja selbst dem bewölkten Himmel darüber, ein besonderes Aussehen geben. Die Hochseeheringe suchen flache Bänke auf und setzen dort den Laich in gewaltigen Massen ab. Ähnlich vereinigen sich im Herbst aus den Binnengewässern die Aale in den großen Strömen und wandern zum Meere. Viel auffallender aber ist es, wie die jungen Aale (Glasaale und Steigaale) im Frühling von See her die Ströme herauf kommen, in dichtgedrängten Scharen als ein langer ununterbrochener Streifen längs der Stromufer hinziehend. Hier spielt unter den Bedingungen der Vereinigung ohne Zweifel die Strömung des Wassers eine wesentliche Rolle mit.

Ganz ähnliche, doch vom Wasser ganz anders bedingte Gemeinschaften stellen die Massenversammlungen der Vögel und Säugetiere des Wassers dar. Die Tiere finden sich bekanntlich auf dem Lande oder Eise zusammen; die Fortpflanzung geht nicht im Wasser vonstatten. Seevögel versammeln sich zur Brutzeit, während sie sonst mehr oder weniger unablässig auf dem Wasser leben, auf Inseln oder schwer zugänglichen Bergen an der Küste. Als Beispiele mögen z. B. die Brutinseln der Möwen und Seeschwalben auf kleinen Inseln längs der deutschen Küsten und der Lummenfelsen auf Helgoland dienen. Die nordischen Küste sind reich an Brutkolonien der Lummen, Alken, Papageitaucher, Möwen aller Art, Sturmvögel und Enten. Im Süden, hauptsächlich am Südpolarlande, aber auch schon vor Südwestafrika finden sich die gewaltigen Ansammlungen der Pinguine. Im stillen Ozean gibt es viele reich besiedelte Vogelinseln, u. a. mit den Nistplätzen unzählbarer Albatrosse (*Diomedea*). Die Zusammenkunft der arktischen Seehunde, besonders der grönländischen Seehunde (*Phoca groenlandica*) und der Klappmützen (*Cystophora cristata*), vollzieht sich am Rande des Eises, z. B. bei Jan Mayen und bei Labrador. Die ihres Pelzwerkes (Seal) wegen so berühmten „Seebären" des nordpazifischen Ozeans (*Arctocephalus ursinus*) versammeln sich auf den Pribyloff- und Kommodorskiinseln im Beringsmeer. In allen diesen Fällen handelt es sich also darum, in unmittelbarer Nähe des

Meeres günstige Stellen der Fortpflanzung und Brutpflege zu gewinnen, da das offene Wasser selbst dazu nicht die Möglichkeit bietet.

In gewissem Sinne im Gegensatz zu diesem Verhalten steht jenes schon früher erwähnte Massenausschwärmen des Palolowurmes (*Eunice viridis*, Fig. 54). Ein marines Tier, das an den Boden, an die Landnähe gebunden ist, schwimmt zur Fortpflanzung in das offene Wasser hervor, und das mit jener unbegreiflichen, weit über die der Wanderfische hinausgehenden Pünktlichkeit, durch die die vollkommenste Ausnutzung dieser Wanderung für die Massenfortpflanzung unter Vermittelung des Wassers gewährleistet wird. In mancher Hinsicht ähnlich und doch wieder ganz anders bedingt ist die plötzliche ungeheuere Massenentwicklung von Eintagsfliegen, die manchmal über den Wohngewässern ihrer Larven eintritt. Allen diesen Fällen der Massenfortpflanzung gemeinsam ist ein durch die Eigenart des Wasserlebens bedingtes Verlassen des für die Ernährung günstigen Lebensbezirks und ein Zusammenscharen zum Zweck der Vermehrung.

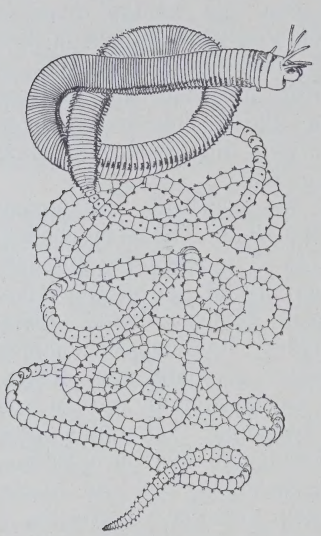


Fig. 54. Palolowurm (*Eunice viridis*). Nach Woodworth aus Ziegler.

B. Die Beziehungen auf Grund des Stoffkreislaufs.

Die große Masse der Beziehungen zwischen Organismen verschiedener Arten, die naturgemäß oft weniger durchsichtig sind als die bisher besprochenen innerhalb der Arten, beruhen auf dem Stoffkreislauf in der organischen Natur. Wenn es einen solchen Kreislauf gibt, in dem die verschiedenen Organismen bestimmte Stellen einnehmen und bestimmte ihnen eigentümliche Leistungen vollbringen, und wenn dieser Kreislauf in allen Lebensgemeinschaften stattfindet, so ist damit eine ganz allgemeine vitale Vereinigung der Organismen gegeben. Allerdings ist sie uns nur theoretisch gegeben, denn auch nur eine Lebensgemeinschaft in diesem Sinne empirisch durchzuarbeiten, würde eine unlösbar große Aufgabe sein. Auch wird man sich nicht vorstellen dürfen, daß jemals dieser „Kreis"-lauf rein aufgeht, sondern wird annehmen müssen, daß Zugänge und Abgänge stets Beziehungen zu anderen Stoffkreisläufen und schließlich zu dem ganzen, auch nicht rein aufgehenden Leben der Erde bedingen.

Das Schema dieses Kreislaufes ist folgendes: Anorganische Nährstoffe, Nährsalze und Kohlensäure, werden unter Mitwirkung des Lichtes von „autotrophen", meist grünen oder braungelben Pflanzen assimiliert. Alle „heterotrophen" Wesen, d. h. hauptsächlich die Tiere, gründen ihr Leben auf diese Pflanzen, ohne die sie nicht bestehen können, mittelbar oder unmittelbar. Die hochkomplizierten chemischen Verbindungen in diesen Organismen werden wieder abgebaut durch Bakterien und schließlich wieder in den Zustand der Nährsalze und der Kohlensäure zurückgeführt, mit denen der Kreislauf wieder beginnen kann. Bei allen diesen Vorgängen spielt die Atmung, die an mehreren Stellen Sauerstoff in den Kreislauf einführt, eine wesentliche Rolle neben der Ernährung. Gegenüber den Aufnahmevorgängen stehen die Abscheidungsvorgänge durch

Exkretion und Defäkation, die wieder zu allerlei Nebenkreisläufen führen, wie denn überhaupt der ganze Vorgang sich in der Natur unendlich kompliziert darstellt. Was wir von Erscheinungen der Stoffübertragung innerhalb einer Lebensgemeinschaft beobachten können, wird sich immer als Teilvorgang aus diesem theoretischen Ganzen auffassen und darstellen lassen.

Wenn nun, wie wir die Dinge in dem Abschnitt über die Standortsbedingungen angesehen haben, dem Leben einer Gemeinschaft gewisse Stoffe, insbesondere z. B. Sauerstoff, in bestimmten Mengen zur Verfügung stehen, und diese Mengen sind nicht übermäßig groß, so wird, auch ohne daß die einzelnen Organismen unmittelbare Beziehungen zueinander hätten, ein allgemeiner Wettstreit um diese Stoffe eintreten. Die Tiere und Pflanzen werden da also infolge ihrer Abhängigkeit von der Umwelt auch voneinander abhängig. Bei Pflanzen verschiedener Art ist dies meist die einzige Art gegenseitiger Abhängigkeit innerhalb der Lebensgemeinschaften. Ihr unsichtbarer Kampf um den Raum, den Sauerstoff, die Kohlensäure und die Nährsalze läßt sie je nach ihren Kräfteverhältnissen zur Geltung kommen und bestimmt so die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft. Bei den Tieren kommt zu dem Wettstreit der Angriff auf Pflanzen und andere Tiere und der Streit selbst.

Abhängigkeit vom Wasser gibt es hier nun wieder überall. Sie beruht hauptsächlich auf den spezifisch hydrischen Ernährungsmöglichkeiten und Ernährungsweisen. Da diese früher ausführlich besprochen worden sind, soll hier nicht auf solche Abhängigkeit besonders eingegangen werden, sondern nur an einigen charakteristischen Beispielen gezeigt werden, wie sich Lebensgemeinschaften des Wassers auf Grund der Stoffaustauschbeziehungen ausgestalten.

Als einfaches Beispiel einer bis ins Einzelne analysierten planktonischen Lebensgemeinschaft diene uns das Plankton am Ausgang der Kieler Förde bei Laboe, wie es im Jahresdurchschnitt 1905/06 zusammengesetzt war. Es fanden sich dort in 1 Liter Wasser Planktonpflanzen mit Chromophyll 750000, davon geißellose (vorwiegend Diatomeen) 615000, geißeltragende 135000, ferner chromophyllfreie Planktonpflanzen 6000, also insgesamt 756000 Pflanzenzellen. Die Zahl der Protozoen war 15000, die der Metazoen 100. Dazu würden noch Bakterien in unbekannter Menge kommen. Für die Stoffwechselbeziehungen innerhalb dieser Gemeinschaft kommt es darauf an, wieviel „Schaffer“ (Produzenten), d. h. chromophyllführende und daher sich aus anorganischen Stoffen ernährende Pflanzen, und wieviel „Zehrer“ (Konsumenten), d. h. chromophyllfreie Pflanzen und Tiere in dem gezählten Plankton vorhanden waren. Man findet, daß die Zahl der Nahrungserzeuger 35,6 mal so groß ist wie die der Verbraucher, immer abgesehen von den Bakterien. Es ist, wie sehr auch die Zahlenverhältnisse wechseln mögen, eine allgemeine Regel in den Planktongemeinschaften, daß unter gewöhnlichen Umständen die Zehrer viel weniger zahlreich sind als die Schaffer.

Ein zweites Beispiel mag zeigen, wie auf Grund einer planktonischen Gemeinschaft ein besonders hervorstechender Tiertypus seine Daseinsbedingungen findet. Die kalten Gewässer an der nördlichen Treibeisgrenze sind außerordentlich reich an Plankton, dessen pflanzliche Grundlage hauptsächlich aus Diatomeen besteht. Unter den Tieren spielen die Hauptrolle Copepoden, besonders *Calanus finmarchicus* und *C. hyperboreus*, die in solchen Massen auftreten können, daß sie das Wasser rötlich färben. Sie nähren sich von den Diatomeen. Neben ihnen kommen

die Flügelschnecken *Clione limacina* und *Limacina helicina* und Spaltfußkrebse (Euphausiiden) unter Umständen in Massen vor. Diese Kleintiere, die für Planktonverhältnisse allerdings Großtiere sind, bilden die Grundlage, auf der die Daseinsmöglichkeit riesenhafter Tiere, der arktischen Bartenwale, ruht, in denen gewissermaßen diese eigentümliche Lebensgemeinschaft gipfelt, und deren Fettreichtum sich bis auf den der Diatomeen zurück verfolgen läßt.

Zu den bestuntersuchten Bodengemeinschaften gehören, wie schon erwähnt, die der östlichen dänischen Gewässer, zumal des Kattegats. Als autotrophe Pflanzenbestände kommen hier in Betracht die Wiesen des Seegrases, die eine beträchtliche Ausdehnung an den dänischen Küsten haben. Nicht unmittelbar, sondern nach dem Zerfall der Blätter dienen sie als tierische Nahrung. Zu Detritus zerrieben erfüllen sie überall das Wasser und dies Nährmaterial sinkt langsam zu Boden, wo

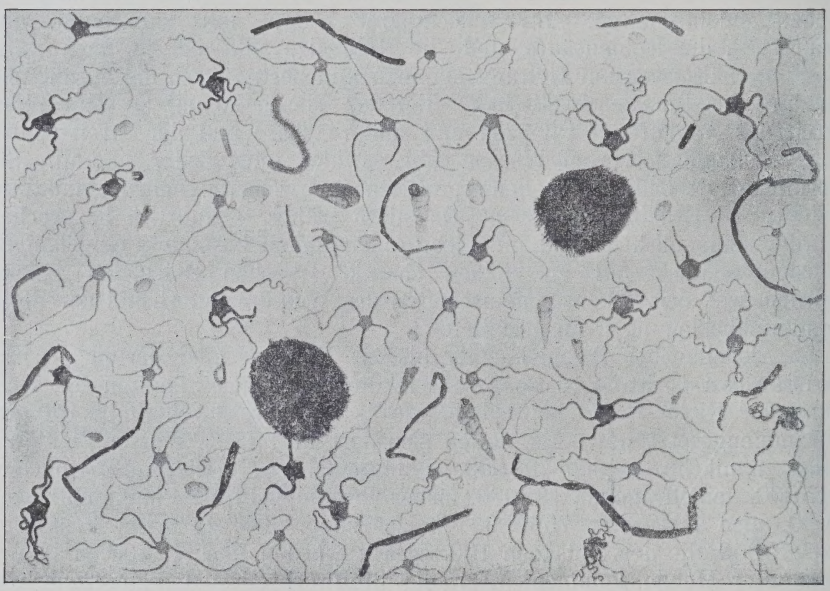


Fig. 55. Bodengemeinschaft („*Brissopsis-chiajei*-Gemeinschaft") aus dem Kattegat. Zwei *Brissopsis lyrifera* (Seeigel), zahlreiche *Amphiura chiajei* (Schlangensterne), verschiedene Muscheln, Schnecken und Polychäten. Nach C. G. Joh. Petersen.

es zahlreichen Tierformen, z. B. Muscheln, auch Schnecken, Spatangiden, Holothurien, vielen Polychäten, zur Nahrung dient (Fig. 55). Auf diese gründet sich wieder ein Raubtierleben, hauptsächlich von Krebsen, Schnecken und Fischen. In der Hauptsache geht also das Leben der Fische in letzter Linie auf das des Seegrases zurück; zum Teil allerdings kommt auch Plankton mit für sie in Betracht. Diese Verhältnisse sind auch quantitativ so weit durchgearbeitet, daß man eine Schätzung der Massenverhältnisse in diesem gewaltigen Stoffumsatze hat wagen können. Sie läßt erkennen, wie gering der Prozentsatz der Zehrer gegenüber dem der Schaffer, wie spärlich die Raubtiere gegenüber den Pflanzenfressern sind. Von hydrobiologischem Interesse ist bei diesen Vorgängen die große Bedeutung des Wassers als Zubereiter und Beförderer der Nahrung für viele Bodentiere.

Schon früher wurde über die Bedeutung des Planktons für die festsitzenden Tiere gesprochen. Diese Beziehung läßt sich cönobiotisch als ein Wechselverhältnis zweier benachbarter Tiergemeinschaften betrachten, von denen die eine nicht ohne die andere leben kann, und stellt sich als solches in großer und einfacher Weise z. B. an den Korallenriffen dar. Die unzähligen Individuen der Steinkorallen sowie vieler anderer festsitzender Tiere, z. B. Alcyonarien, Aktinien, Spongien, die schon durch ihre Fortpflanzungsweise und Entwicklung enge Beziehungen zum Plankton haben, müssen sich von dem Plankton des umgebenden Meeres, neben dem Detritus, der an den Riffen selbst in beträchtlicher Menge entsteht, ernähren. Welche Fülle von Plankton zumal im Inneren der Atolle vorhanden ist, wurde schon oben erwähnt. Diese Gemeinschaft festsitzender Tiere unterliegt ferner einer Abweidung durch größere Tiere, hauptsächlich Fische, und so geht der Stoffumsatz auf vielerlei Wegen zwischen freien und bodengebundenen Organismen hin und her.

Vergesellschaftungen von ganz besonderer Art der inneren Zusammenhänge sind die Abwassergemeinschaften in verunreinigten Gewässern. Im Gegensatz zu allen bisher genannten entbehren sie der autotrophen Pflanzen, an deren Stelle als Ausgangsmaterial organische Abfälle treten, wie sie aus den Sielen der Städte, den Zucker- und Zellstoffabriken, den Brauereien, Brennereien usw. in die natürlichen Gewässer („Vorfluter“) gelangen, also wesentlich Reste von Landpflanzen und Landtieren, Fäkalien u. dergl. Bei diesen verhältnismäßig gut bekannten Lebensgemeinschaften treten zunächst in ungeheueren Massen schon in den Sielen selbst Fäulnisbakterien auf, welche die organischen Substanzen einem schnellen Abbau zuführen. Im verdünnenden Flußwasser wirkt dann das Plankton auf die Abwässer ein, teils durch Aufnahme gelöster organischer Substanzen, teils durch Verzehren von Sieldetritus, teils durch Vertilgung von Bakterien. Als Bewuchs an festen Körpern finden sich die früher erwähnten Fadenpilze, die sich ja, wie *Sphaerotilus*, Eisen-, Schwefel- und Purpurbakterien und Oscillatorien, auch ganz oder zum Teil von den bei der Fäulnis entstehenden gelösten organischen Substanzen ernähren, ferner festsitzende Tiere, z. B. die vorwiegend von dem Bakterienbestande des Wassers lebenden Vorticelliden. Vieler Detritus lagert sich ab, einen zunächst noch stark fäulnisfähigen und daher höchst bakterienreichen Schlamm bildend. In ihm lebt eine aus ihm zehrende Tiergemeinschaft, hauptsächlich aus Würmern und Mollusken bestehend. Tubificiden, Sphäriiden, Schnecken, Egel und Chironomidenlarven spielen die Hauptrolle. Diese Schlammgründe sind beliebte Weideplätze für Fische. So sind z. B. die ungeheuer reichen Tiergemeinschaften im Hamburger Hafengebiet, deren Dasein wesentlich auf der Ablagerung von Sielresten beruht, ein reicher Nährboden dieser Art, auf dem es beruht, daß in diesem Teil der Elbe die Fische deutlich fetter sind, als weiter oben und unten. Es ist eine Folge dieser Zusammenhänge, daß die Erfahrungen über Abwassergemeinschaften neuerdings zu Methoden der Ausnutzung der Abwässer des Menschen zur Erzeugung von Fischfleisch für den Menschen geführt haben.

Die durch den Fortpflanzungstrieb bedingten periodischen Vergesellschaftungen, wie jene oben erwähnten Massenansammlungen von Fischen, erfahren oft einen weiteren Ausbau auf Grund des Nahrungstriebes. An die Züge der nordischen Stinte, der Tintenfische und Heringe, welche allsommerlich an den Küsten Neufundlands auftauchen, schließen sich, wie schon erwähnt, die Wanderungen der Stockfische (Kabeljau) an,

welche diese Tiere verfolgen. Sie treten meist in ungeheueren Massen auf, und da dann die große Neufundländische Bankfischerei beginnt, kann man auch den Menschen für die kurze Zeit des Bestehens dieser Lebensgemeinschaft mit zu ihr rechnen. Wenn an den nordeuropäischen Küsten die Züge der Heringe und Sprotten auftauchen, melden sie sich gewöhnlich zuerst an durch die Scharen von Möwen, Tauchern und anderen Vögeln, auch Seehunden, welche sie an der Oberfläche des Wassers verfolgen. Ebenso haben diese Fischschwärme ihre Verfolger unter Wasser, wie z. B. den Kabeljau, Tunfisch, Heringshai (*Lamna*) und den Schwertwal (*Orca*). Diese Vergesellschaftungen sind, wie alle, welche sich wesentlich auf Massenfortpflanzung gründen, von sehr kurzer Dauer. Nichtsdestoweniger darf man sie zum regelmäßigen Bestande der Lebensgemeinschaften in den betreffenden Meeresteilen zählen, weil sie alljährlich zu ungefähr gleicher Zeit wieder auftreten.

Der jahreszeitliche Wandel der Lebensgemeinschaften ist überhaupt in vielen Fällen durch Fortpflanzungs- und Ernährungsbeziehungen gleichzeitig bedingt. Wenn z. B. einer Diatomeenvegetation, wie sie der Frühlung im Plankton bringt, ein Aufblühen der Rädertierchen und niederen Krebse folgt, so beruht das sicherlich wesentlich mit auf Ernährungsbeziehungen. Andere cönobiotische Veränderungen, die auch in dem Stoffkreislauf begründet sind und vom Wechsel der Jahreszeiten ausgelöst werden, sind weniger regelmäßig in ihrem Auftreten. In Zeiten großer Hitze entsteht in Dorfteichen, die durch Stall- und Hausabwässer gut gedüngt sind, auf Grund des Nährstoffreichtums jene bekannte Grünfärbung, die auf einem üppigen Gedeihen von Phytoflagellaten, z. B. *Chlamydomonas*, *Euglena* (Fig. 56) usw. beruht. Von Tag zu Tag sich steigernd und einem reichen Tierplankton zur Grundlage des Daseins dienend, erfüllt dies Plankton bald das Wasser so dicht, daß trotz des Reichtums an Sauerstoff, den diese chlorophyllreichen Geißelpflanzen ja massenhaft erzeugen, die Stoffwechselbedingungen bald ungünstig werden, die Nahrung sich erschöpft, Absterben stattfindet, Zersetzungsprodukte das Wassers vergiften, Fäulnis den Sauerstoff aufzehrt und die Flagellatengemeinschaft durch eine reiche Bakterienflora und die charakteristischen Protozoen verunreinigten Wassers ersetzt wird. In diesem Falle bringt also ein bei gewissen Organismen eintretender Umschlag der Lebensbedingungen die ganze Gemeinschaft zum Zusammenbruch.

Besonders auffallend sind oft die Veränderungen in Lebensgemeinschaften, welche durch historische Ereignisse, wie z. B. menschliche Eingriffe, hervorgerufen werden, etwa durch die so häufig vorkommenden Überfischungen, wodurch nicht nur eine Verminderung der betreffenden Arten, sondern auch naturgemäß ein Hervortreten anderer und ein Einfluß auf die Bestände der Nahrungstiere ausgeübt wird. Auf französischen Austernbänken haben sich infolge von Überfischung die Austern bisweilen so stark vermindert, daß die mit ihren Keimlingen um Platz und Nahrung kämpfende Brut der Mießmuscheln (*Mytilus*) und Herzmuscheln (*Cardium*) bedeutend in den Vorteil kam und die Bänke beherrschte. Man mußte dann die veränderte Lebensgemeinschaft durch bewußte Eingriffe und Schonung der Austern wieder auf ihren ursprünglichen Stand zurückzuführen suchen. Ein charakteristisches Beispiel bietet auch der sprichwörtliche Hecht im Karpfenteich, der den Ertrag des Teiches durch Wegfressen der jungen Brut mehr und mehr herabsetzt. Andererseits setzt man unter Umständen Hechte in Teiche

mit Satzkarpfen (die sich in dem betreffenden Teich nicht fortpflanzen sollen), damit sie mit den den Karpfen die Nahrung wegfressenden Kleinfischen aufräumen. Überhaupt sind die teichwirtschaftlichen Methoden vielfach darauf gegründet, daß bestimmte Fische, zu bestimmten Zeiten in bestimmten Mengen eingesetzt, der Lebensgemeinschaft das erwünschte Gepräge geben, aus dem heraus sich die betreffenden Fische zu möglichst großen und fetten Tieren entwickeln können.

Ähnlich wie durch diese künstlichen Einsetzungen kann eine Lebensgemeinschaft vermöge der Ernährungszusammenhänge ihr besonderes Gepräge auch auf Grund der zufälligen Besiedelungsgeschichte des betreffenden Gewässers gewinnen. Sie muß bei allen einigermaßen abgeschlossenen Gewässern des Binnenlandes eine gewisse Rolle spielen. Häufig tritt das hervor bei kleinen Gewässern von geringer Beständigkeit. Wenn z. B. unsere Ströme im heißen Sommer wasserarm werden und in sandigen Uferstreifen größere und kleinere Tümpel zurücklassen, so genügt das Zurückbleiben von ein paar kleinen Fischen oder die Zufälligkeit, daß eine Wasserwanze oder ein Wasserkäfer ihre Eier in einen solchen Tümpel legen, um der ganzen Lebensgemeinschaft Eigenart zu geben.

In den Ernährungszusammenhängen liegt mehr als irgendwo sonst die Lösung des Rätsels der Zusammensetzung vieler Biocönosen. Ihre ausführlichere Besprechung war daher notwendig, obwohl an hydrobiologischen Erkenntnissen im strengen Sinne des Wortes nicht viel Neues dabei zu erwarten war.

C. Sonstige Beziehungen in den Lebensgemeinschaften.

Ernährung und Fortpflanzung als die Funktionen, welche im Mittelpunkt des individuellen Lebens stehen, stellen sich uns auch als die wichtigsten verbindenden Faktoren in den Lebensgemeinschaften dar. Was zu ihnen noch hinzukommt sind besonders Beziehungen, welche die Sicherheit der betreffenden Organismen, sowohl gegen das Gefressenwerden wie gegen die Gefahren der Wasserbewegung, bezwecken. Es sei daher noch kurz darauf hingewiesen, welche große Bedeutung es unter Umständen für gewisse Lebensgemeinschaften hat, wenn die einen Organismen den anderen Schlupfwinkel oder Substrate für die Ansiedelung darbietcn. Eine besondere, dem Wasser mehr oder weniger eigentümliche Bedeutung gewinnt diese Angelegenheit einerseits durch die festsitzende Lebensweise vieler Wassertiere, andererseits durch den Mangel an Substraten und Schlupfwinkeln in großen Teilen der Gewässer. Man bedenke nur, welchen Unterschied gegenüber dem Leben auf dem festen Lande die ganz unbedeutende Entwicklung der Makrophyten im Meere bedingt.

Nur dadurch, daß in der sogenannten Sargassosee das „Golfkraut“ in ungeheueren Mengen treibt und dauernd dort lebt, ist jene höchst charakteristische Lebensgemeinschaft festsitzender und kriechender Tiere und Pflanzen möglich, welche wir oben erwähnt haben. An den Küsten bieten die Tangbestände Substrate und Schlupfwinkel für vielerlei Getier. Höchst charakteristisch ist auch die Lebensgemeinschaft der Seegraswiesen, die nur zum kleinsten Teil sich dort aus Gründen der Ernährung angesiedelt hat. Auch bei der Zusammensetzung der Korallenriffsfauna spielt die feine Verzweigung und Durchlöcherung der Kalkbauten dieser Tiere, ihr Reichtum an Schlupfwinkeln eine bedeutende Rolle für den Aufbau der Gemeinschaft. Sie ersetzen gewissermaßen die Vegetation des Landes

und könnten auch in diesem Sinne „Pflanzentiere“ genannt werden. Im süßen Wasser ist es nicht anders. Die Algenüberzüge und überhaupt jeder Bewuchs an festen Gegenständen bieten vielen Tieren Halt und Schutz. In Gewässern mit weichem Schlammgrunde finden zahlreiche Kleintiere nur zwischen den Blättern der Pflanzen genügende Schlupfwinkel, wie z. B. Planarien zwischen den Blattbüscheln der Wasseraloë (*Stratiotes*). Das Laichkraut (*Potamogeton*), das oft in großen Beständen die Grundlage einer Lebensgemeinschaft bildet, hat wohl davon seinen Namen, daß es den Schnecken zur Ablage ihres Laichs dient, wie es auch vielen Tieren, z. B. Flohkrebsen, Schlupfwinkel bietet. Von der Embryonengemeinschaft unter Seerosenblättern war schon früher die Rede. Dies alles sei, als den Gesichtspunkten unserer Hauptbetrachtung ferner liegend, hier nur kurz erwähnt.

3. Der Einfluß der Lebensgemeinschaften auf das Wasser.

Die Beziehungen zwischen den Lebensgemeinschaften und dem umgebenden Medium sind nicht nur derart, daß das Medium auf die Organismen wirkt, sondern auch umgekehrt derart, daß von den Tieren und Pflanzen ein Einfluß auf das Medium ausgeübt wird. Über diesen im ganzen noch wenig untersuchten Gegenstand soll hier noch einiges gesagt werden.

In der Hauptsache handelt es sich naturgemäß um stoffliche Veränderungen im Wasser, um Einflüsse auf seinen chemischen Zustand. Am deutlichsten sind solche Wirkungen in bezug auf den Sauerstoffgehalt. Grüne Pflanzen können im Sonnenlicht den Sauerstoffgehalt des Wassers durch starke Ausscheidung des Gases auf bedeutende Höhe bringen. So kann z. B. in einem planktonreichen Teich an einem Sommertage der Gehalt 22 ccm im Liter erreichen, während er über Nacht wieder auf wenige ccm herabsinkt. Wenn ein Teich teilweise mit einer dichten Decke von Wasserlinsen bedeckt ist, so pflegt er unter dieser Decke viel weniger Sauerstoff zu enthalten, als an den offenen Stellen, was hauptsächlich an der Verfinsterung des Wassers unter der *Lemna*-Decke und der daraus folgenden Verhinderung der pflanzlichen Assimilation liegen wird.

Andererseits vermindert natürlich die Atmung überall den Sauerstoff, und dazu kommt als zweite Art der Verringerung die durch Fäulnisvorgänge, bei denen die schon erwähnte „Sauerstoffzehrung“ stattfindet. Veränderungen dieser letzteren Art sind im allgemeinen auffallender als der Atmungsverbrauch, weil sie höhere Extreme erreichen können. Am Grunde von Teichen, in denen sich die Reste von Tieren und Pflanzen dauernd ablagern, findet diese Sauerstoffzehrung während der Gärungs- und Verwesungsvorgänge an diesem abgestorbenen Material unablässig statt, so daß der Sauerstoffgehalt oft Null wird. Auch am Grunde von Seen und Meeresteilen kann eine beträchtliche Verringerung eintreten. In Abwässern sind diese Vorgänge am auffallendsten, doch handelt es sich da ja nicht um Abfallstoffe von Wasserorganismen.

Andererseits läßt sich an Abwässern oft deutlich die Wirkung der Organismen darin erkennen, daß sie das Wasser „reinigen“. Man versteht unter „Selbstreinigung“ der Gewässer die Erscheinung, daß die mit fäulnisfähigen Substanzen beladenen Wassermassen allmählich von selbst die Fäulnisfähigkeit verlieren. Das ist wesentlich eine Wirkung der Organismentätigkeit, hauptsächlich darin bestehend, daß die Bakterien

die hochorganisierten Stoffe abbauen, und die Pflanzen diesen Vorgang durch Sauerstofflieferung unterstützen. Selbstreinigung ist übrigens nicht auf Abwässer beschränkt, sondern sie reinigt überall die natürlichen Gewässer, die sonst auf Grund der Endprodukte des Stoffwechsels der Verjauchung durch „Selbstverunreinigung" verfallen müßten.

Sehr groß ist der Einfluß der Lebewesen auf die Lichtverhältnisse und Färbung des Wassers. Eine Decke, von Schwimmblättern verdunkelt, reiches Plankton oder massenhaft entwickelte Bakterien führen starke Trübungen herbei. In flachen Karpfenteichen erscheint das Wasser infolge der dauernden Aufwühlung des Bodens durch die Fische schlammig. Sehr auffallend ist es bisweilen, wie das Plankton die Farbe des Wassers beeinflußt. Wenn wir von den mehr pleustonischen „Wasserblüten" absehen, so sind es vor allem grüne, gelbe, braune und rote Farbtöne, die auf den Planktongehalt zurückzuführen sind. In den baltischen Seen geht das im Anfang des Jahres klare Wasser mit der Frühlingswucherung der Diatomeen zu gelblichbrauner Färbung über, später wird es durch blaugrüne Algen (Chroococcaceen) gefärbt, während es in anderen Seen wegen der einsetzenden Wucherung der Peridinen (*Ceratium*) braun bleibt, bis im Herbst, zur Zeit der zweiten Diatomeenwucherung, die braungelbe Farbe wieder allgemein wird. Kleine Binnengewässer werden hauptsächlich durch Flagellaten, wie *Euglena* (Fig. 56), *Carteria* und *Chlamydomonas*, grün gefärbt, seltener durch Daphniden, Rotatorien u. a. rötlich. Intensiv purpurrote Farbe beobachtet man meist nur in kleinen Wassermengen in Gefäßen, in denen starke Fäulnis organischer Stoffe stattgefunden hat. Sie wird durch Purpurbakterien, z. B. *Chromatium okeni*, hervorgerufen. In den sogenannten Blutseen wird sie durch Massenentwicklung von *Euglena sanguinea* bewirkt.

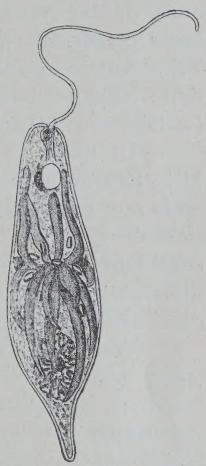


Fig. 56. *Euglena viridis*. Nach Senn.

Im Meere beruht der Unterschied zwischen dem grünen Flachseewasser und dem blauen Hochseewasser wesentlich auf dem Planktongehalt, wie denn auch Meere, die durch reine blaue Farbe ausgezeichnet sind, wie z. B. das Mittelmeer, planktonarm zu sein pflegen. Auch im Meere bewirken aber nicht selten einzelne massenhaft auftretende Organismen besondere Färbungen. So wird z. B. durch Cyanophyceen der Gattung *Trichodesmium* die See bisweilen gelblich, durch Peridineen braun oder rot, durch Flagellaten grün, durch Crustaceen rot gefärbt. Die schon früher erwähnten Calanusschwärme des Eismeeres („Rödaat" der Walfänger) haben braunrote, die Schwärme von Euphausiiden („Krill" der Walfänger) rosa Farbe.

Unbedeutend ist im allgemeinen der Einfluß der Organismen auf die Bewegung des Wassers. Gelegentlich kann wohl starker Pflanzenwuchs einen Flußlauf hemmen. An der patagonischen Küste stellen die Riesentange der Gattung *Macrocystis* wirksame Wellenbrecher dar.

Daß die absinkenden Körper der Planktonten auf den Boden der Gewässer einen großen Einfluß haben, daß sie zu Versumpfung, Verschlammung, schließlich zu Ablagerungen von geologischer Bedeutung führen, daß Korallensand gewaltige Gebiete des Meeresbodens bedeckt u. dgl. m., darf hier übergangen werden.

4. Übersicht der Lebensgemeinschaften des Wassers.

Im folgenden sollen die wichtigsten Lebensgemeinschaften der Gewässer kurz beschrieben werden. Die Mannigfaltigkeit, welche in dieser Beziehung besteht, ist naturgemäß eine außerordentlich große. Versuche, in diese Fülle durch Klassifikation Ordnung zu bringen, sind verschiedentlich, vorwiegend von Botanikern, gemacht worden, und zwar nach verschiedenen Gesichtspunkten. Diese Gesichtspunkte treten deutlich zutage, wenn man beachtet, wie die Lebensgemeinschaften benannt worden sind.

Es gibt viele, die nach dem Ort benannt werden, an dem sie leben. Man spricht von Teichplankton, von Potamoplankton (Flußplankton) usw., indem man sie nach den ganzen Gewässern bezeichnet, während man in bezug auf größere Gewässer Benennungen anwendet, die sich auf Teile des Lebensbezirks beziehen. So bezeichnet neritisches Plankton eine küstennahe Gemeinschaft, wie auch die Vadalflora der Seen. Limnetisches Plankton ist das des uferfernen Wassers der Seen. Tiefseefauna, Wattenfauna verstehen sich von selbst. Wenn man von der Laminarienzone spricht, so ist auch damit von einem bestimmten Bezirk die Rede, es wird aber zugleich ein Organismus genannt, der vorherrscht und anderen als Substrat oder Schutz dient. Dasselbe ist der Fall und ist das eigentlich Kennzeichnende bei den Namen Sargassumbewuchs, Korallenriffauna, Sphagnophile Fauna (welche die Sphagnumpolster der Moore bewohnt).

In anderen Fällen werden zeitliche Gesichtspunkte hervorgehoben. Mit Reliktenfauna bezeichnet man eine Lebensgemeinschaft, welche in früheren Erdperioden an ihren gegenwärtigen Platz gelangt sein muß und sich dort, von ihrer Heimat abgetrennt, erhalten hat. Die Benennung geschieht also unter geschichtlichem Gesichtspunkte. Andere berücksichtigen die Entstehungszeit, wie Sommerplankton, noch andere die Dauer, wie z. B. die Lebensgemeinschaften periodischer Gewässer.

Weitere Benennungen beziehen sich auf die Zusammensetzung und legen also systematisch-statistische Merkmale zugrunde. Besonders bezeichnet man die Gemeinschaften gern nach vorherrschenden Arten oder Gattungen. Namen wie Austernbank, *Dinobryon*-See, Seegraswiese, *Cordylophora*-Bewuchs berücksichtigen dies Merkmal. Oder man benennt nach höheren systematischen Gruppen: Copepodenplankton, Rotatorienplankton, Diatomeenflora, Schwammgrund, Korallenriff, schließlich nach vorherrschenden Hauptgruppen: Phytoplankton (Pflanzenplankton). Auch die Bezeichnung monotones Plankton ist systematisch-statistisch bedingt.

Eine Anzahl von Bezeichnungen steht unter physiognomischen Gesichtspunkten, wie sie für Pflanzenvereine auf dem Lande nicht nur in der Wissenschaft, sondern auch im Sprachgebrauch gewöhnlich sind. So z. B. Ausdrücke wie Seegraswiese, Tangwälder, Mießmuschelbank, Korallenriff, Atoll. Man spricht von Tricho-, Desmo-, Styliplankton, wenn bestimmte Gestalten von Diatomeen die Physiognomie des Planktons bestimmen. Auch Bezeichnungen, welche sich auf die Größenordnung der Organismen beziehen, mögen hier angeschlossen werden, wie z. B. Nannoplankton, d. h. Zwergplankton.

Schließlich spielt die Betrachtung unter dem Gesichtspunkt der wesentlichen Existenzbedingungen eine große, vielleicht die bedeutendste Rolle. Nach den physikalischen Faktoren sind bezeichnet: Das Warm- und Kaltwasserplankton, das Phao-, Knepho- und Skotoplankton (Licht-, Schatten- und Finsternisplankton), die Thermalflora, die Rheophilen-

gemeinschaft, die Brandungsgemeinschaft. Auf chemische Faktoren gründen sich z. B. die Ausdrücke Salzseefauna, Brackwasserplankton. Ferner dienen oft zusammengesetzte Bedingungskomplexe als ausschlaggebende Merkmalsträger. So z. B. in den Benennungen Abwasserflora, Schlammfauna. Auch bei Namen wie Potamoplankton, Tiefseefauna, neritisches Plankton denkt man neben der Örtlichkeit der Gemeinschaft zugleich an den eigenartigen Komplex von Existenzbedingungen.

Auch jene vier oft erwähnten Bezeichnungen Plankton, Nekton, Benthal und Pleuston gründen sich gewissermaßen auf die Existenzbedingungen, nämlich in der Hauptsache auf die Lokalisationsmöglichkeiten. Den oben erwähnten Lebensgemeinschaften gegenüber verhalten sie sich vielfach wie Schemata oder Typen, als Oberbegriffe zu den Begriffen einzelner Lebensgemeinschaften. Doch gibt es auch Gemeinschaften, welche sich auf zwei oder mehrere von ihnen erstrecken.

Jede von diesen fünf Arten der biocönotischen Kennzeichnung könnte benutzt werden, um ein System der Lebensgemeinschaften aufzubauen, wenn auch die Beschränkung der Betrachtung auf irgendeine von ihnen immer eine Unvollkommenheit bleiben würde. Wir wollen im folgenden eine Übersicht geben, der der konditionale Gesichtspunkt, die Einteilung nach den Existenzbedingungen der Gemeinschaften, in erster Linie zugrunde liegt. Daneben sollen andere Umstände, besonders die räumlichen Verhältnisse, berücksichtigt werden, so daß es möglich wird, alle besonders wichtigen Gemeinschaften ohne allzu großen Zwang in übersichtlicher Weise zu ordnen.

Es gibt streng genommen keine Lebensgemeinschaft, für die nicht die an den Grenzen der Wassermasse, d. h. also an der Oberfläche, am Ufer oder am Boden herrschenden besonderen Faktoren der Lebenstätigkeit irgendwie in Betracht kämen. Es gibt aber manche, für die die Abhängigkeit von diesen Grenzfaktoren beträchtlich zurücktritt oder nur eine mittelbare ist. Wenn die Nähe oder Ferne der Oberfläche die Licht- und Wärmequanten, wenn das Planktonleben der Oberfläche die Nahrung für eine Gemeinschaft im tieferen Wasser bestimmt, so ist das eigentlich keine Abhängigkeit von der Oberfläche als solcher, sondern Abhängigkeit von Nahrungszufuhr und Sonne. Es kann sogar nahe der Oberfläche Gemeinschaften geben, deren Mitglieder nie die Oberfläche erreichen und keinerlei Anpassungen an die oberflächlichen Lebensbedingungen zeigen. Wir wollen zunächst solche Lebensgemeinschaften des „freien" Wassers von allen anderen unterscheiden.

A. Freiwassergemeinschaften.

Unser Augenmerk richtet sich hier naturgemäß zunächst auf die offene Hochsee der Ozeane. Die unter der Oberfläche verborgene Lebensgemeinschaft besteht aus Planktonten und Nektonten. Da die nektonischen Fische zum Teil sehr groß werden, hat die Gemeinschaft bedeutende Größenunterschiede der Beteiligten aufzuweisen. Die Großtiere sind aber selten in ihr, überhaupt die Nektonten wie Haie, fliegende Fische, Goldmakrelen *(Coryphaena)*, Lootsenfische *(Naucrates)*, Schwertfische *(Xiphias)*, Mondfische *(Orthagoriscus)* und Tintenfische nicht sehr häufig, daher spricht man im allgemeinen nur von Hochseeplankton. Dies stellt sich nun als eine unter sehr einfachen und beständigen Bedingungen lebende Gemeinschaft von meist sehr kleinen Organismen dar. Das Planktonnetz fängt in der Hochsee meist wenig. Es handelt sich also der Physiognomie nach wesentlich um ein Nannoplankton. Die Zentrifuge ergibt mehr, doch auch nicht so viel wie in Küstennähe. Somit ist die Bevölkerung verhältnismäßig spär-

lich. Von der Zusammensetzung dieses Planktons in den warmen Gewässern mögen folgende Namen und Mittelwerte, gültig für 1 l Wasser, von der „Deutschland"-Expedition stammend, ein Bild geben: Coccolithophoriden

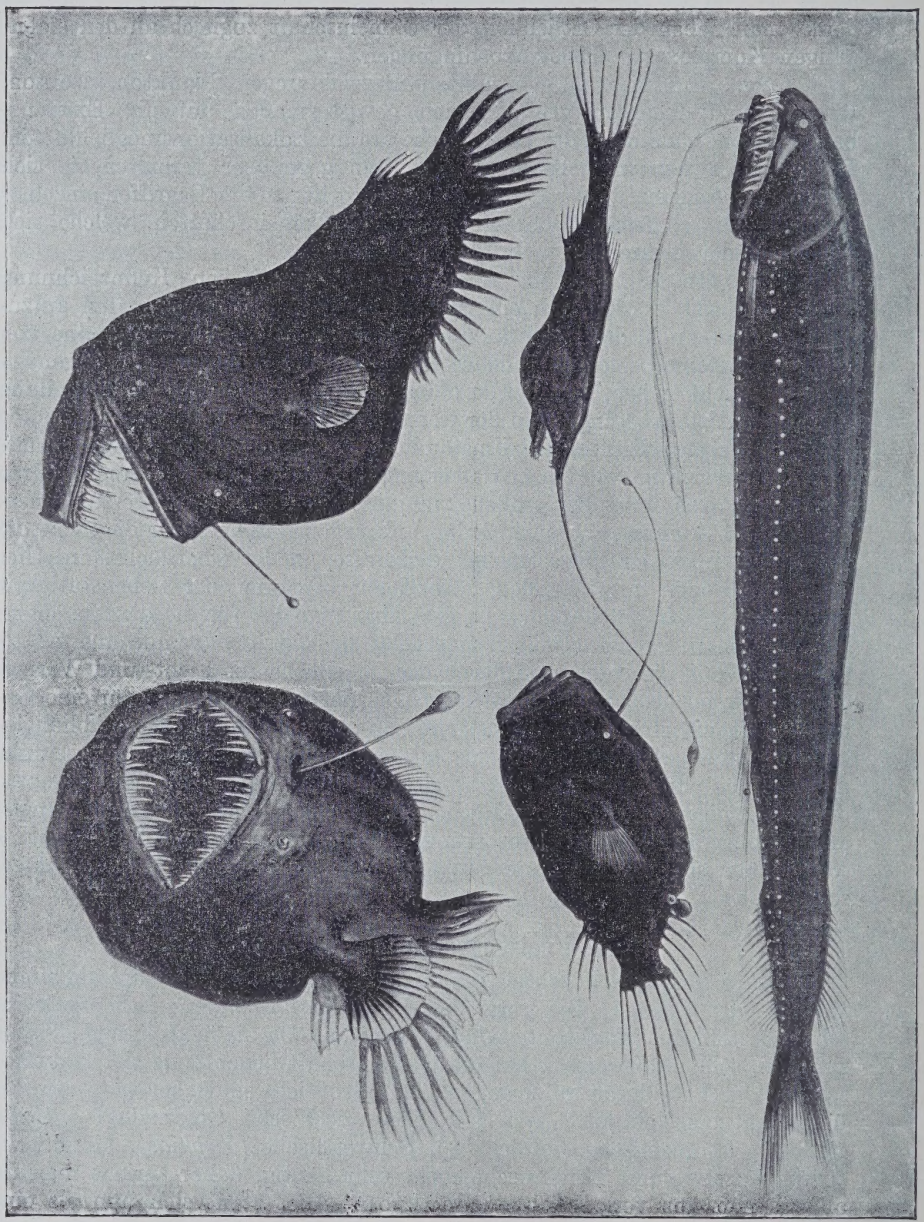


Fig. 57. Pelagische Tiefseefische in natürlicher Größe oder wenig verkleinert. Nach Chun.

600, Peridineen 500, Trichodesmien 75, Diatomeen 60, nackte Phytoflagellaten 15, nackte Zooflagellaten 40. Von den Lebensbedingungen dieser Gemeinschaften wird später (S. 157) noch die Rede sein.

Nur kurz erwähnt sei hier das Tiefseeplankton, das, entfernter von allen „Grenzen" als irgendeine andere Lebensgemeinschaft, in den lichtlosen Tiefen der Ozeane lebt. Wir kennen viele seiner Formen, wissen, daß es viele konvergente Anpassungen hat, sind aber über seinen Aufbau als Lebensgemeinschaft nur sehr wenig unterrichtet. Viele Eigenschaften hat diese „bathypelagische" Fauna mit der „abyssalen" Fauna des Tiefseebodens gemein (Fig. 57 u. 58).

In den Seen des Binnenlandes steht dem Hochseeplankton als ähnlich bedingt das limnetische Plankton gegenüber, das zwar unverhältnismäßig viel näher dem Ufer und dem Boden wohnt, aber doch deutlich von dem eigentlichen Uferplankton verschieden ist. Wenn es sich bei uns durch starken jahreszeitlichen Wechsel von dem der Hochsee warmer Meere unterscheidet, so ist das mehr ein Unterschied der Breitenlage als ein solcher zwischen Süßwasser und Meer. Augenscheinlich eine Folge reicherer Nährstoffzufuhr ist es, daß dies Plankton viel reicher als dort ist. Seine gewöhnlichen Bestandteile sind etwa von Schizophyceen *Clathrocystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, von einzelligen Grünalgen *Botryococcus*, von Diatomeen *Melosira*, *Asterionella*, *Fragilaria*, von Flagellaten *Ceratium* und *Dinobryon*, von Rädertieren *Polyarthra*, *Triarthra*, *Notholca*, *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Anuraea*, von Cladoceren *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, von Copepoden *Cyclops* und *Diaptomus*.

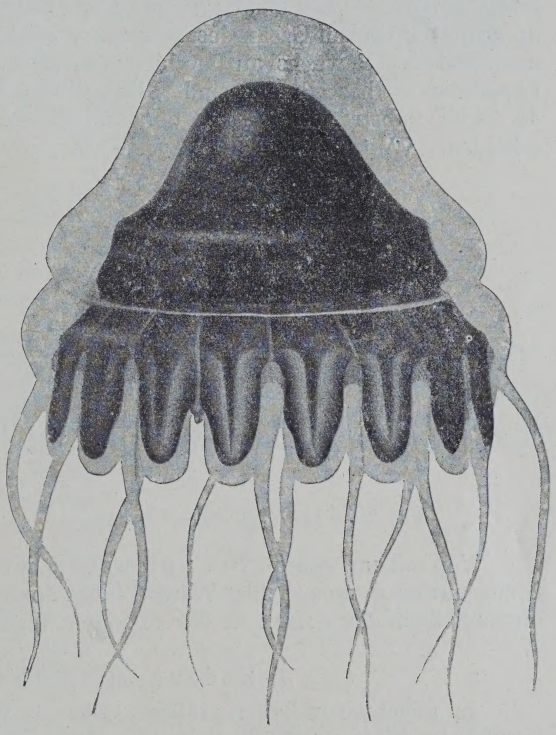


Fig. 58. *Periphylla regina*, dunkel gefärbte Tiefseemeduse. Nach Chun.

B. Grenzwassergemeinschaften.

In dieser zweiten, bei weitem umfangreicheren Gruppe der hydrischen Gemeinschaften soll ein Unterschied zwischen Tiefwasserbedingungen und Flachwasserbedingungen gemacht werden. Als Flachwassergebiete werden die betrachtet, in welchen eine Lebensgemeinschaft Beziehungen zu Oberfläche und Boden haben kann, als Tiefwassergebiete solche, wo nur die Oberfläche oder nur der Boden das Leben wesentlich beeinflußt. Je nach der Größe und Bewegungsfreiheit der Organismen wird natürlich für die eine Gemeinschaft noch Flachwasser sein, was für eine andere Tiefwasser ist. Tief und flach sollen also nicht nach Metern, sondern nach Lebens-

weisen gemessen werden. Auch gibt es Gemeinschaften, die nicht unbedingt in die eine oder die andere dieser beiden einigermaßen künstlichen Gruppen passen.

a) Grenzgemeinschaften des tieferen Wassers.

α) Oberflächengemeinschaften.

Als Hochseepleuston können wir jene schon früher erwähnte Gemeinschaft von dem Wasser getragener Organismen bezeichnen, von denen besonders die Siphonophoren *Physalia* und *Velella* (Fig. 59 u. 60), die Schnecken *Janthina* (Fig. 61) und *Glaucus*, die Wanze *Halobates*, die koloniebildenden Radiolarien der Gattung *Sphaerozoum* u. a. zu nennen sind, ferner im nordatlantischen Ozean das Sargassum mit allen daran sitzenden Organismen und der Bewuchs an Treibkörpern aller Art, für den besonders die Lepadiden so bezeichnend sind. Es gehören also auch Organismen dazu, die eines Substrats bedürfen, ohne im übrigen biologisch sich zu unterscheiden. Weiter kommen Seevögel, in gewissem Sinne fliegende Fische usw. dazu. Von den charakteristischen Anpassungen dieser Lebewesen war schon früher mehrfach die Rede. In betreff der vitalen Zusammenhänge ist die Gemeinschaft durchaus unselbständig. Sie ist völlig abhängig in bezug auf ihre Ernährung und auch vielfach in bezug auf ihre Fortpflanzung vom Hochseeplankton.

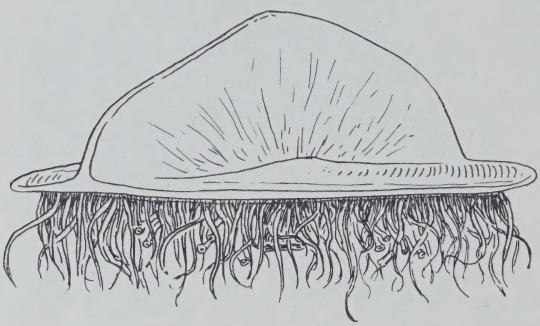


Fig. 59. *Velella spirans*. Orig.

Von einem echten Seenpleuston im Binnenlande kann man in bezug auf die sommerlichen Wasserblüten sprechen, die mehr oder weniger ausschließlich ihren Sitz in der obersten Wasserschicht haben.

β) Bodengemeinschaften.

Im allgemeinen haben größere, tiefere Gewässer einen lockeren Boden, sowohl das Meer wie Süßwasserseen. Dieser bedingt neben den eigentlich hydrischen Faktoren die Zusammensetzung der Tiefseegemeinschaft. Allerdings pflegen überall feste Bestandteile, Steine u. dgl., über diesen Boden verstreut zu sein, aber sie beeinflussen meist nur unwesentlich die Zusammensetzung der Gemeinschaften.

Die reinste Ausprägung haben die betreffenden Lebensbedingungen bei der marinen Tiefseebodenfauna (abyssalen Fauna) gefunden. Finsternis, beständige tiefe Temperatur, hoher Druck, beständiger Detritusregen als einzige ursprüngliche Nahrungsquelle bedingen, wie erwähnt, vielerlei merkwürdige Anpassungen. Die Zusammensetzung ist gekennzeichnet durch das Fehlen der Pflanzen. Charakteristisch sind Glasschwämme *(Triaxonida*, Fig. 62), einige Steinkorallen, Hornkorallen und Fiederkorallen, von Mollusken besonders Scaphoden, dekapode Krebse, viele und zum Teil eigentümliche Echinodermen, z. B. Seeigel mit nicht fester, sondern biegsamer Schale *(Echinothuridae)*, irreguläre Seeigel, Holothurien mit langen Rückenfortsätzen und zum Teil merkwürdiger Gestalt *(Epidiidae, Elasi-*

poda, Fig. 63), Schlangensterne, gestielte Haarsterne, schließlich Fische,

Fig. 60. *Physalia* spec. Nach Steuer. Aus: Steuer, Planktonkunde 1910, Verlag B. C. Teubner, Leipzig.

z. B. aus der Gattung *Macrurus* (Fig. 64). Es handelt sich um benthonische und halb nektonische Tiere. Unter den eigentlichen Bodentieren gibt es neben den kriechenden und laufenden auch wurzelnde, wie z. B. die Tiefseeschwämme mit ihrem Wuzelschopf langer glänzender Kieselnadeln. Aber auch angewachsene Tiere fehlen nicht ganz, da über den Tiefseeboden Manganknollen in oft gar nicht geringer Häufigkeit verstreut sind. Physiognomisch unterscheidet sich diese Gemeinschaft von entsprechenden Flachwassergemeinschaften wesentlich durch viel spärlichere Bevölkerung, größere Eintönigkeit, charakteristische Färbungen einschließlich des Leuchtvermögens und andere Anpassungen.

Auch das Süßwasser hat eine „Tiefseefauna", die Tiefenfauna der Seen oder profunde Fauna, die sich hauptsächlich auf dem für den Seeboden

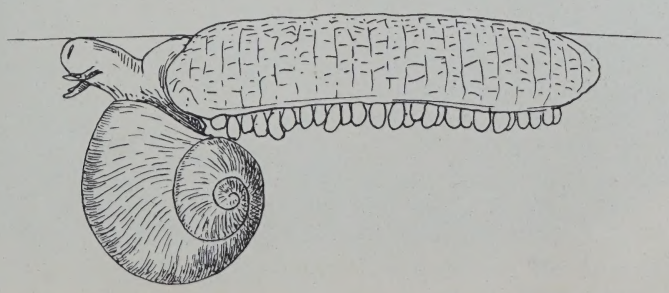


Fig. 61. *Janthina* spec. Veilchenschnecke. Orig., kombiniert.

charakteristischen feinen Schlamm, der Gyttja (s. oben S. 107) ausbildet. Neben den für die Tiefe als solche bezeichnenden Bedingungen des Lebens birgt dieser Schlamm die wichtigsten Faktoren in sich, hauptsächlich auch

Fig. 62. Tiefseehexactinellide (*Pheronema raphanus*) mit Wurzelschopf. Nach Chun.

als Nahrungsquelle. Zur Tiefseefauna der Seen gehören zahlreiche Protozoen, Plattwürmer (z. B. *Dendrocoelum lacteum*), Fadenwürmer, Tubificiden, die besonders häufig sind, eine sehr bezeichnende Bryozoe *(Fredericella)*, Crustaceen, unter denen z. B. Ostracoden nicht selten sind, ziemlich häufige

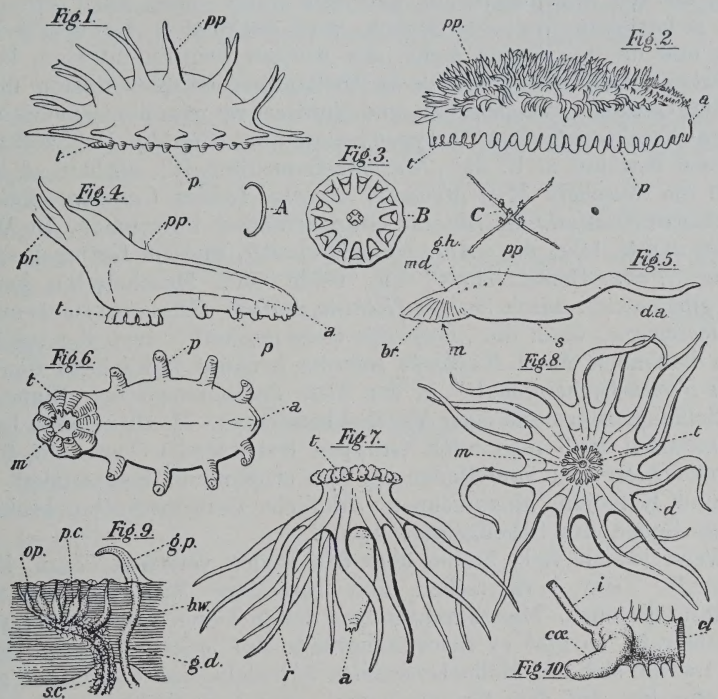


Fig. 63. Verschiedene Elasipoden (Fig. 1, 2, 4, 5, 6) und *Pelagothuria natatrix* (Fig. 7 und 8). Nach Théel und Ludwig.

Milben und Insektenlarven, Schnecken, von Muscheln hauptsächlich *Pisidium*. Unter den höheren Krebsen fallen blinde Formen *(Asellus cavaticus, Niphargus puteanus)* auf. Diese Fauna unterscheidet sich von der des Flachwassers auf Schlammgründen physiognomisch fast gar nicht, wohl aber in der Zusammensetzung den Arten nach.

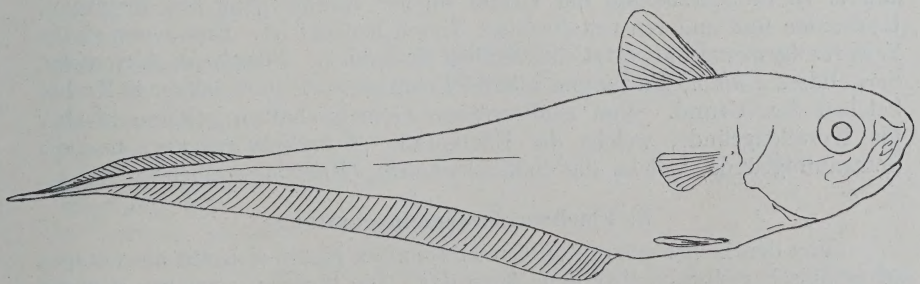


Fig. 64. *Macrurus rupestris*. Orig.

Von den marinen Lebensgemeinschaften müssen wir auch diejenigen hier mit nennen, welche im ozeanographischen Sinn Flachwasser, nämlich Wasser von weniger als 200 m Tiefe bewohnen, soweit bei ihnen Oberflächen-

einflüsse noch ganz zurücktreten. Man nennt bekanntlich den vom Meere überfluteten Teil der Kontinentalschollen Schelf, und wir können daher hier von Schelfgemeinschaften sprechen. In der Hauptsache handelt es sich um die Schelfgemeinschaften des losen Bodens. Sie liegen im Bereich starker Nahrungszufuhr und sind daher meist nicht arm. Der Boden, je nachdem ob er aus Schlick, Sand oder Schill (Molluskenschalen) besteht und ob ihm Steine mehr oder weniger beigemischt sind, bedingt beträchtliche Unterschiede. Die bestbekannten Beispiele bieten uns die dänischen Gewässer zwischen Ost- und Nordsee, wo man die Gemeinschaften nach den charakteristischen Tiertypen benannt hat (Fig. 55). Den größten Teil der Ostsee bewohnt z. B. die „*Macoma*-Gemeinschaft", enthaltend hauptsächlich die Muscheln *Mya arenaria*, *Macoma baltica*, *Cardium edule*, den Fischerwurm *Arenicola marina* und ein paar andere Polychäten. Im Westen nahe der Küste folgt die „*Abra*-Gemeinschaft", und im Kattegat schließt sich die „*Venus*-Gemeinschaft" an, beide nach Muschelarten benannt. Ferner gibt es zwei durch Seeigel *(Echinocardium*, *Brissopsis)* gekennzeichnete Biocönosen, dann die „*Haploops*-Gemeinschaft", nach der im Boden Röhren bauenden Assel *Haploops tubicola* benannt, schließlich die „*Amphilepis-Pecten*-Gemeinschaft" in der Tiefe der norwegischen Rinne, nach einem Schlangenstern und einer Muschel bezeichnet. Zu allen diesen Lebensgemeinschaften muß man auch Gruppen festsitzender Tiere auf Steinen und Bodenfische oder vom Boden her sich ernährende, insbesondere Plattfische und Kabeljau, hinzurechnen. Ähnliche Gemeinschaften beobachtet man am Boden des Schelfgebiets überall.

Wenn jedoch viele Steine über den Boden verstreut liegen, können festsitzende Tiere vorherrschen und besondere Steingrundgemeinschaften entstehen. Manchmal genügen diesen Tieren schon sehr unscheinbare Substrate, so gibt es Schwammgründe auf lockerem Boden, wo die jungen Larven sich auf Molluskenschalen ansiedeln, und danach die großen Schwämme lose auf dem Grunde liegen, aber je noch eine solche Schale an der Basis tragen. Auf den Austernbänken dienen als Substrat für die Ansiedelung der jungen Larven besonders alte Austernschalen. In anderen Fällen können die Steine so dicht liegen, daß die festsitzende Fauna und Flora die Gemeinschaft durchaus beherrscht.

Felsgrundgemeinschaften sind nur an felsigen Küsten, wie z. B. in Norwegen, oder in Kanälen zwischen Inseln möglich, welche von scharfen Gezeitenströmungen durchströmt werden. Es wurde schon oben erwähnt, daß z. B. in Spitzbergen der Grund solcher Kanäle ganz mit Bryozoen, Hydroiden und anderen festsitzenden Tieren bedeckt ist. Eine norwegische Felsgrundgemeinschaft setzt sich ähnlich zusammen. *Tubularia*, *Alcyonium*, Serpuliden, *Chiton*, *Buccinum*, allerlei Echinodermen und dekapode Krebse beleben den Grund. Von mediterranen Gemeinschaften gehören hierher die Korallengründe, welche die Edelkoralle *(Corallium rubrum)*, und die Schwammgründe, welche die Badeschwämme *(Euspongia)* liefern.

b) Flachwassergemeinschaften.

Von den bisher genannten Gemeinschaften bieten sich nur die wenigen pleustonischen unmittelbar dem Auge dar. Die übrigen vermögen wir erst auf Grund quantitativer Fänge einigermaßen sicher wieder in unserer Vorstellung aufzubauen. Bei vielen Flachwassergemeinschaften ist es uns dagegen möglich, sie mehr oder weniger deutlich in ihrer natürlichen Lage zu beobachten, da es sich hier oft nur um Wassertiefen handelt, die wir mit unserem Auge zu durchdringen vermögen. Deswegen, und auch weil

nur Küstengemeinschaften im engsten Sinne des Wortes und Binnenlandgemeinschaften in Betracht kommen, sind sie uns im ganzen besser bekannt als die des Tiefwassers. Der quantitativen Untersuchung bereiten sie allerdings wegen der bunten Mannigfaltigkeit der örtlichen Verhältnisse und wegen des Ineinandergreifens benthonischer, planktonischer, nektonischer und pleustonischer Bestandteile besondere Schwierigkeiten.

α) Flachwassergemeinschaften des Meeres.

Die zuletzt besprochenen, unter Bodenbedingungen stehenden Lebensgemeinschaften lassen sich nicht ohne Beziehungen zum darüber stehenden Plankton denken. Das Plankton selbst auch nicht ohne Beziehungen zum Boden. Diese Abhängigkeiten werden um so deutlicher, je näher der Küste man untersucht. Man bezeichnet die schwebende Lebensgemeinschaft der küstennahen Meeresteile als neritisches Plankton. Es ist ausgezeichnet durch die Beteiligung vieler Organismen, die nicht ihr ganzes Leben frei im Wasser schwebend, sondern einen Teil davon auf dem Grunde zubringen. Derart gibt es viele Diatomeen und Schizophyceen, von Tieren die Medusen und vielerlei Larven, besonders von Würmern, Echinodermen, Mollusken, Crustaceen, Spongien und Korallen. Zu den Lebensbedingungen dieses Planktons gehört, abgesehen von der Bodennähe, die reiche Nahrungszufuhr, deren es im allgemeinen in der Nähe der Küste genießt. Es pflegt daher ganz

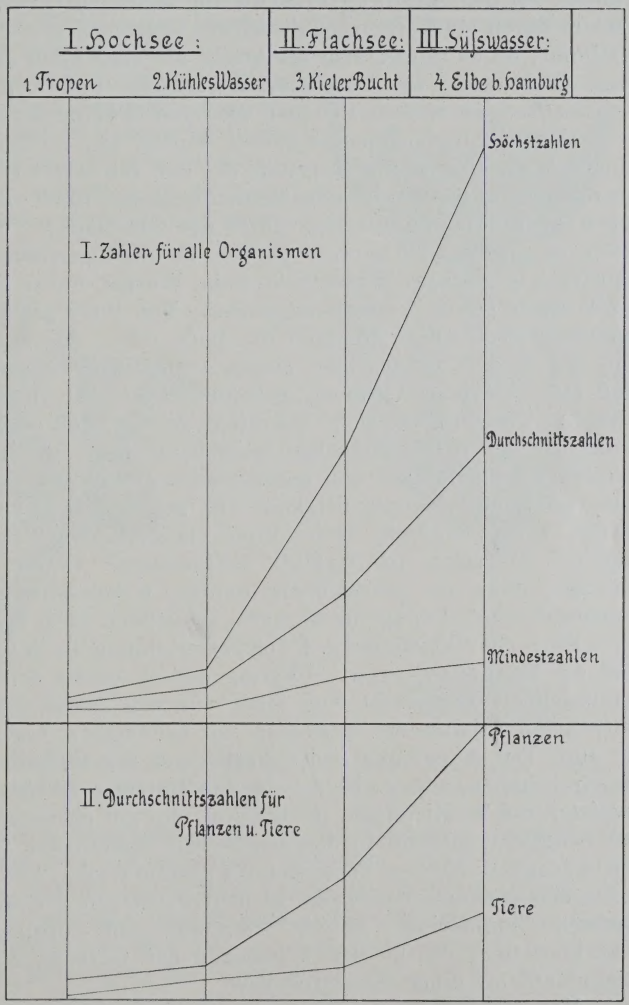


Fig. 65. Volksstärke des Planktons in Hochsee (zwischen dem Kanal und der La Platamündung), Flachsee und Süßwasser. Nach Lohmann.

beträchtlich reicher als das der Hochsee zu sein (Fig. 65). Zur neritischen Gemeinschaft muß man außer dem Plankton auch manche Fische rechnen, Arten, welche nicht in der unmittelbaren Bodennähe, sondern in höheren Wasserschichten leben, wie z. B. Makrele, Hering, Sprott und Hornhecht. In den kalten nördlichen und südlichen Gewässern, wo diese Gemeinschaft ganz besonders reich entwickelt ist, stellen die Bartenwale einen wesentlichen Bestandteil davon dar, und auch Zahnwale, wie z. B. der Doegling *(Hyperoodon)* und der Schwertwal *(Orca)* gehören dieser Küstengemeinschaft an.

Eine besondere Form des Planktons, das sich dem neritischen anschließt, ist das Ästuarplankton im Mündungsbereich der Flüsse. Besonders durch starke Salzgehaltsschwankungen in seiner Zusammensetzung bestimmt, ist es immer arm an Arten, oft aber reich an Individuen. Gewisse Diatomeen, wie *Coscinodiscus subtilis*, und Copepoden, wie *Eurytemora affinis*, entwickeln sich hier, wie schon erwähnt, zu starken Schwärmen.

Von den Bodengemeinschaften, welche hier in Betracht kommen, sei zunächst als eine der wichtigsten die der Korallenriffe genannt. Die lebenden Riffe bleiben im allgemeinen auch bei Ebbe vom Wasser bedeckt, liegen aber dann unmittelbar unter der Oberfläche. Nur bei Springtiden treten sie an die Luft hervor. Zu den Bedingungen ihrer Existenz gehören Substrate in geringer Wassertiefe, hohe Wärme, hoher Salzgehalt, Reinheit des Wassers sowie Wasserbewegungen. Von ihrer geographischen Erscheinungsweise soll unten (S. 165) die Rede sein. Als Lebensgemeinschaften sind sie wieder durch einen einzigen Organismentypus, allerdings nicht bloß eine Art oder Gattung, gekennzeichnet, der ihre Physiognomie bestimmt. Übrigens hat sich neuerdings gezeigt, daß es viele Riffe gibt, die ganz vorwiegend aus Kalkalgen aufgebaut sind. Die Tier- und Pflanzenformen, welche sich mit den Steinkorallen *(Hexacorallia)* vergesellschaften, sind von bunter Mannigfaltigkeit. Es gehören dazu hauptsächlich Alcyonarien, Hydrocorallien, Holothurien, langstachelige Seeigel, die Riesenmuschel *Tridacna*, im Geklüft verkrochenes Getier, besonders allerlei Würmer, dann die merkwürdig bunten Korallenfische (Chaetodontiden, Pomacentriden), Papageifische usw., schließlich auch Seeschlangen.

Eine charakteristische Flachwasserbildung in den deutschen Meeren sind die Seegraswiesen. Physiognomisch durch den Namen Wiese gekennzeichnet, beherrscht von einer einzigen, massenhaft vorkommenden wurzelnden Pflanzenart, besiedelt von zahlreichen Algen und Kleintieren, die zum Teil Anpassungen der Farbe und der Gestalt an das pflanzliche Substrat haben, wie z. B. Asseln der Gattung *Idothea*, Seenadeln *(Syngnathus)* und Seestichlinge, ist dies eine sehr gut gekennzeichnete Biocönose. Die Seegräser gehören in den nördlichen Meeren der Gattung *Zostera*, in den wärmeren Meeren vorwiegend *Posidonia* an. Von Tieren leben hier außer den genannten noch die kleinen Fischchen der Gattung *Gobius*, von Krebsen Gammariden, *Mysis*, *Palaemon* und Copepoden, als besonders charakteristisch die kleinen Schnecken der Gattung *Rissoa*, ferner junge Mießmuscheln, junge Seesterne usw.

Von den Brandungsgemeinschaften felsiger Küsten, die nur sehr widerstandsfähige Organismen, flachgedrückte hartschalige Mollusken *(Patella, Haliotis, Chiton)*, Kalkalgen, Seepocken u. dgl., aber auch elastische, schmiegsame Tange enthalten, war schon oben die Rede. Gleichsinnige Anpassungen sind hier häufig. Da die Organismen hier bisweilen bei Niedrigwasser trocken fallen, leiten sie zu den Schorregemeinschaften über oder gehören schon dazu.

Man versteht bekanntlich unter Schorre die Zone längs der Küste, die bei Ebbe trocken fällt. Ihre Lebensgemeinschaften sind besonders dadurch mit bedingt, daß sie es ertragen können müssen, der Luft regelmäßig eine Zeitlang ausgesetzt zu werden. Die Dauer dieser Aussetzung ist von Dezimeter zu Dezimeter verschieden; daher gibt es auch innerhalb dieser Zone verschiedene übereinandergeordnete Gemeinschaften, von deren Verteilung später die Rede sein soll. Im übrigen sind die Unterschiede in hohem Grade durch das Substrat bedingt. Die Stärke der Brandung übt einen wesentlichen Einfluß aus. Zum Teil sind die Schorregemeinschaften von den vorher besprochenen Unterwassergemeinschaften nicht oder kaum verschieden. Beispielsweise besiedelt die oben genannte *Macoma*-Gemeinschaft der Ostsee auch die Watten der Nordsee, und Tanggemeinschaften, wie sie aus der Schorre bekannt sind, leben auch tiefer.

Diese Tanggemeinschaften kann man besonders an den nordischen Küsten, sehr gut aber auch auf Helgoland beobachten. Fucaceen, hauptsächlich *Fucus vesiculosus* (Fig. 66) und *F. serratus*, und die tiefer wachsenden Laminarien (Fig. 67) bestimmen den Gesamteindruck. Zahlreiche andere

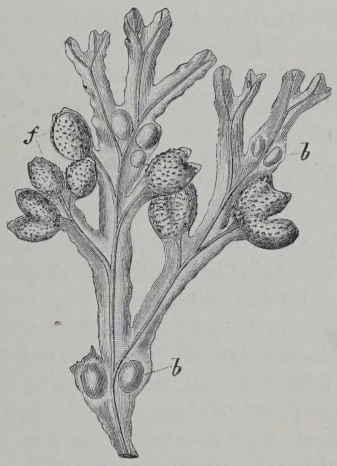


Fig. 66. *Fucus vesiculosus*, Zweigstück. *b* Blasen, *f* Fruchtstände. $^1/_2$ nat. Gr. Aus Schimper.

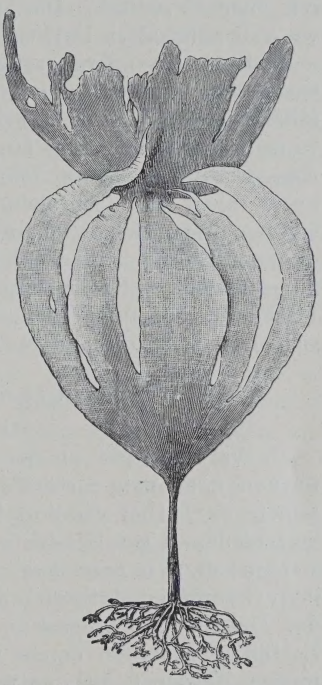


Fig. 67. *Laminaria digitata f. cloustoni.* Aus Schimper.

Algen sind mit ihnen vergesellschaftet, z. B. *Chondrus crispus*, *Dictyota dichotoma*, *Halidrys siliquosa* und Rotalgen. Von Tieren sitzen auf den Tangen die spiralig aufgerollten kalkschaligen Röhrenwürmer der Gattung *Spirorbis*, Hydroiden und Bryozoen *(Membranipora)*, in ihrem Schutze, ganz besonders zwischen den sogenannten Tangwurzeln, welche den Laminarien zur Befestigung am Gestein dienen, oder an den Felsen, zumal in Spalten und an überhängendem Gestein Spongien *(Halichondria, Leucosolenia)*, Aktinien, Ascidien *(Clavellina, Diplosoma)*, Polychäten *(Nereis)*, Schnecken, darunter auch Nacktschnecken *(Aeolis, Doris)*, Muscheln, Seesterne, Schlangensterne, Pantopoden, Halacariden, Amphipoden und der Laich gewisser Fische *(Agonus)*.

Ganz andere Bedingungen liegen den Wattengemeinschaften zugrunde. Die Brandung wird durch den weiten flachen Strand völlig

entkräftet, der Boden besteht aus Sand und Schlick in breiter flacher, nur durch viele Tümpel unterbrochener Ausdehnung. In wesentlichen Bestandteilen stimmt das Leben der Nordseewatten mit dem der oben (S. 126) erwähnten *Macoma*-Gemeinschaft überein. *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Arenicola marina*, *Nephtys* und *Nereis* gibt es auch hier in Menge. Dazu kommen andere Polychäten, auch eine Oligochätenart, auf den Muscheln zuweilen *Balanus* und *Enteromorpha* sitzend, hie und da Seegräser wurzelnd mit den Asseln der Gattung *Idothea* darauf, vor allem aber unendliche Mengen kleiner Amphipoden der Gattung *Corophium*, während in den Pfützen, welche vom abfließenden Wasser etwas zurückhalten, Garneelen *(Crangon)*, Mysideen und allerlei Planktonten, z. B. Ctenophoren, Schneckenlarven, *Noctiluca* usw. angesammelt sind. Für die obersten, strandnahen Gebiete des Watts ist der Queller, *Salicornia herbacea*, charakteristisch. Die Dichtigkeit der Besiedelung des Watts pflegt da, wo viel nahrhafter Detritus sich ablagert, sehr beträchtlich zu sein.

Eine besondere tropische Form dieser Wattengemeinschaften ist, wie gesagt, die Mangrovengemeinschaft. Über der bei Ebbe trocken fallenden Schlammfläche erheben sich, ihre dichten Laubkronen auf Stelzwurzeln stützend (Fig. 50), Pflanzen verschiedener Gattungen, besonders *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Sonneratia* und *Avicennia*. Der stinkende Schlamm unter ihnen ist augenscheinlich von Bakterien durchsetzt. An den Stelzwurzeln finden sich Algen, Cirripedien, austernartige Muscheln und Schnecken, die zum Teil hoch ins Laub hinauf gehen, auf dem Schlamm hauptsächlich kurzschwänzige Krebse und die merkwürdigen, das Wasser verlassenden Fische der Gattung *Periophthalmus*. Diesen Seetieren vergesellschaften sich Landtiere, besonders Ameisen.

β) Flachwassergemeinschaften des Binnenlandes.

αα) In stehendem Wasser.

Wie das Meer an der Küste, so bieten die Seen nahe dem Ufer im flachen, bodennahen, stark durchsonnten Wasser besondere Bedingungen des Lebens dar. Hier wie dort finden sich schmale aufeinander folgende Zonen verschiedenartiger Besiedelung, auf die jedoch hier noch nicht eingegangen werden soll. Wir bezeichnen die Lebewelt des flachen Wassers am Seeufer in ihrer Gesamtheit als Seeufergemeinschaft (vadale Gemeinschaft). Pflanzen der Gattungen *Phragmites*, *Scirpus*, *Nuphar*, *Potamogeton* bilden dichte Bestände, zwischen denen weitere höhere und niedere Pflanzen und ein reiches Tierleben sich entwickeln. Zahlreiche Insektenlarven leben hier, daneben Schnecken, auch Muscheln, Flohkrebse und Asseln. Unter den Steinen finden sich besonders Planarien und Egel. An den Stengeln von Rohr und Binsen, an den Blattstielen der Seerosen wachsen dichte Überzüge von Diatomeen, blaugrünen Algen *(Rivularia)* und Grünalgen, manchmal dicke Polster von Bryozoen *(Plumatella)* und Spongien, ferner allerlei Insektenlaich, Phryganidenlarvengehäuse usw. Auch das Plankton ist ein eigentümliches, z. B. durch besondere Arten von Cladoceren und Rotatorien ausgezeichnetes. Schließlich sind Fische oft massenhaft zu finden, zumal Jungfische und kleine Arten, wie der Uklei *(Alburnus lucidus)*. Wasservögel, z. B. Bläßhühner *(Fulica atra)*, grünfüßige Rohrhühner *(Gallinula chloropus)* und Enten verbergen sich zwischen den das Wasser überragenden Pflanzen.

Die größte Mannigfaltigkeit bieten unter den Flachwasserbevölkerungen des Binnenlandes die Teichgemeinschaften dar. In vieler Beziehung denen der Seeufer ähnlich, doch differenzierter, sind sie vor ihnen

oft durch dichtere Besiedelung und größeren Formenreichtum ausgezeichnet. Auch besitzen sie eine Anzahl ihnen eigentümlicher Arten. Die besonderen Lebensbedingungen liegen hauptsächlich in der größeren Abhängigkeit der kleinen Wassermasse vom Lande und der größeren Ruhe des Wassers. Die für das Seeufer oft recht wesentliche Brandung fehlt. Die Phanerogamenbestände entwickeln sich üppiger, oft den Boden ganz bedeckend, unter Umständen den Teich mehr oder weniger ausfüllend. Wasserlinsen können die ganze Oberfläche bedecken. Insekten, Wanzen und Käfer, und Insektenlarven sind reich entwickelt, besonders charakteristisch auch die Larven von Chironomiden und *Sialis*. Wasserasseln sind häufig, Schnecken treten artenreich auf. Die Uferfauna der Seen ist auch hier meist vertreten. Von Fischen finden sich besonders Stichlinge *(Gasterosteus)*, ferner sind Molche und Frösche häufig. Oft bildet sich infolge starker Pflanzenverwesung am Grunde Faulschlamm (Sapropel) mit Bakterienreichtum und der ihm eigentümlichen Kleinfauna (S. 94). Das Plankton (Heleoplankton genannt) ist durch Cladoceren, z. B. *Bosmina longirostris-cornuta*, und Rotatorien, besonders *Brachionus*-Arten, auch Copepoden der Gattung *Diaptomus* ausgezeichnet. Ferner finden sich Phytoflagellaten von grüner Farbe, z. B. die kolonienbildenden *Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina* und die einzellebenden *Chlamydomonas*, *Carteria* und *Euglena* oft in solchen Mengen, daß sie das Wasser grün färben.

Im einzelnen zeigen die verschiedenen Arten von Teichen ziemlich bedeutende Unterschiede. Fischteiche, die oft künstlich gedüngt werden und hauptsächlich zur Aufzucht von Karpfen dienen, bekommen durch diese ihr besonderes Gepräge. Dorfteiche pflegen viel Nährstoffe aus Jauche usw. aufzunehmen, einen spärlicheren Phanerogamenwuchs, aber oft ein üppiges grünes Flagellatenplankton zu besitzen. Abwasserteiche, wie sie neuerdings zur Nachklärung von organischen Abwässern benutzt werden, sind meist reich, aber eintönig besiedelt; besonders sind Tubificiden und *Chironomus*-Larven für ihre Bodenfauna bezeichnend. Waldteiche pflegen humusreiches Wasser zu haben mit sehr wenig Pflanzenwuchs und geringem Tierleben. Wiesenteiche und die ihnen entsprechenden Wiesengräben dagegen sind meist typisch und reich besiedelt. Die Teiche in alten Lehmgruben sind auch an Pflanzenwuchs meist arm und werden charakterisiert durch den Besitz von Molchen und Karauschen *(Carassius vulgaris)*. Salzteiche enthalten eine Anzahl besonderer Arten, sowohl von Pflanzen wie Tieren, und sind oft eintönig besiedelt (vgl. S. 90).

Je dichter ein Teich mit Pflanzen erfüllt ist, um so mehr nähert er sich den Typen von Sumpf und Moor. Wird er, wie so oft, wesentlich von *Phragmites communis* ausgefüllt, so bildet sich die charakteristische Rohrsumpfgemeinschaft. Dichte, reine Bestände wachsen aus dem Gewirr der kräftigen kriechenden Grundachsen des Rohres auf, die allerdings arm an Arten von Wassertieren, aber reich an Vögeln zu sein pflegen. Es leben zwischen und an den Rohrstengeln außer kleinen Fischen besonders Schnecken, Egel und Wasserläufer *(Gerris)*. Eine offene Wasserfläche pflegt bei ihnen nicht mehr ausgebildet zu sein. Noch ärmer an offenem Wasser sind oft die Moore. Von Moorgemeinschaften sind, wie schon gesagt, zwei grundverschiedene zu unterscheiden. Einerseits die der Sumpfmoore, welche an Pflanzen *Phragmites*, *Juncus* und *Cyperaceen* enthalten und kalkreiches Wasser haben, andererseits die der *Sphagnum*-Moore, die meist kalkarm sind, durch eine Moosflora beherrscht werden und eine sehr charakteristische Kleinlebewelt, besonders durch Desmidiaceen und beschalte Rhizopoden ausgezeichnet, besitzen.

Wieder ganz andere Bedingungen bieten verschiedene Gewässertypen mit ganz minimaler, noch wesentlich hinter derjenigen der Teiche zurückstehender Wassermasse. Wir wollen als besondere Biocönose die Zisternengemeinschaft unterscheiden. Sie entsteht überall, wo ein geschlossenes Becken, ein Wasserbehälter mit festem, meist steinernem Boden, nur Regenwasser oder Brunnenwasser, besonders auch Springbrunnenwasser aufnimmt. Das an Nährstoffen wegen der Zufuhr von Staub und Pflanzenresten nicht immer arme Wasser läßt einen Kranz von Grünalgen und Diatomeen rings an den Wänden hervorsprossen, in dem sich auch Protozoen und Rotatorien finden. Von höheren Tieren treten nur die Entwicklungsstadien fliegender Insekten, besonders Mücken, in diese Gemeinschaft ein. So findet man zwischen den Algenfäden den Laich von Chironomiden und ihre Larven und Puppen in dem Becken lebend. Es sei auch an die Regentonnen hier erinnert, die eine beliebte Brutstätte der Stechmücken *(Culex)* darstellen. Das eigentümlichste Merkmal dieser Gewässer ist, daß ihre Besiedelung meist nur durch die Luft stattfinden kann.

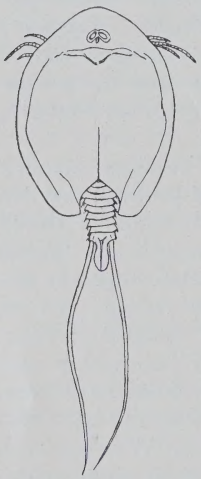


Fig. 68. *Apus productus*, wenig vergrößert. Nach Keilhack.

Sehr kleine natürliche Gewässer im Freien pflegen infolge der austrocknenden Wirkung der Sonnenwärme nur vorübergehenden Bestand zu haben. In ihnen, Tümpeln und Pfützen, bilden sich die charakteristischen Gemeinschaften periodischer Gewässer. Bestimmend ist für sie besonders natürlich die Vergänglichkeit des Wassers, zum Teil auch die hohen Temperaturen, denen sie im Sommer oft ausgesetzt sind. Die Lebensgemeinschaften bestehen daher zunächst aus Arten, welche Dauerstadien besitzen, wie z. B. viele Protozoen, Rotatorien, rhabdocöle Turbellarien und Cladoceren. Besonders charakteristisch sind die großen Euphyllopoden der Gattungen *Apus* (Fig. 68) und *Branchipus* (Fig. 3). Bei längerer Dauer kommen auch wohl Wasserkäfer und Wanzen hinzu, ferner legen die Mücken ihre Eier dann gern hier ab, so daß die Gemeinschaft bald von ihren Larven und Puppen beherrscht wird. Oft kommt es zu lebhafter Grünfärbung infolge von Wucherungen der Phytoflagellaten *Euglena*, *Chlamydomonas* u. a.

Gemeinschaften ganz absonderlicher Art in nicht nur stehendem, auch fließendem Wasser finden sich in unterirdischen Gewässern, tiefen Brunnen und Höhlen. Diese unterirdischen Gemeinschaften, bedingt durch den Mangel an Licht und an Pflanzenwuchs, bestehen aus Tieren, die zum großen Teil durch Farblosigkeit und Blindheit ausgezeichnet sind. Es kommen vor Turbellarien, Oligochäten, Copepoden, Amphipoden, Isopoden, Dekapoden, Schnecken, Fische, Amphibien u. a. Bekannt ist der Grottenolm *(Proteus anguineus)* der Krainer Höhlen. In Nordamerika lebt ein blinder Fisch *(Amblyopsis spelaeus)* und ein dekapoder Krebs *(Cambarus pellucidus)* in Höhlen. Bei uns ist der Amphipode *Niphargus* am bekanntesten. Das Nährmaterial dieser Tiere muß aus oberirdischen Gewässern eingeschwemmt werden.

ββ) In fließendem Wasser.

Daß in fließendem Wasser Tiefen vorkommen, in die ein für Pflanzenwuchs genügendes Licht nicht mehr hinabdringen könnte, ist eine seltene

Ausnahme, und somit haben selbst unsere Ströme den Charakter seichter Gewässer. Nicht nur deshalb, sondern auch weil die Ufer hier gewöhnlich nahe beieinander zu bleiben pflegen, und die Abhängigkeit aller Lebensgemeinschaften von ihnen unverkennbar ist. Allen bisher beschriebenen Flachwassergemeinschaften des Binnenlandes stehen die der strömenden Gewässer insofern gegenüber, als die Bewegung des Wassers zum ausschlaggebenden Faktor für die Zusammensetzung der Tier- und Pflanzenvereine wird.

Einen Grenzfall stellt unter ihnen die Lebewelt dauernd überrieselter Felsen, Mauern usw. dar, die wir als Rieselwassergemeinschaft bezeichnen können. Sie besteht aus grünen und blaugrünen Algen, auch Flechten, Diatomeen, Rädertierchen und Insektenlarven, die naturgemäß alle die Fähigkeit sicheren Festhaftens besitzen müssen und im übrigen durch sehr gute Sauerstoffverhältnisse begünstigt werden. Manche Insektenlarven sind ausschließlich auf diese Gemeinschaft beschränkt.

Die Bachgemeinschaften, wie sie zumal in Bergbächen wohl entwickelt sind, haben wir schon mehrfach in bezug auf ihre Anpassungen an die eigentümlichen Bedingungen des Lebens (s. S. 64) und ihre Zusammensetzung erwähnt. Es sei hier noch einmal kurz ihr Organismenbestand in seinen Hauptformen gekennzeichnet: Von Pflanzen finden sich hauptsächlich Moose der Gattung *Fontinalis*, von Tieren Planarien, *Ancylus* und einige andere Schnecken, Larven von Trichopteren, Ephemeriden, Mücken der Gattung *Simulium* und Perliden, an Fischen Forellen *(Salmo fario)* und Äschen *(Thymallus thymallus)*. Was die Zusammensetzung dieser Tierwelt betrifft, so wird sie nicht allein durch die Bewegung des Wassers, sondern auch durch die niedrigen Temperaturen, den Sauerstoffreichtum und besonders den steinigen Grund mit bedingt.

Als dritter Typus benthonischer Gemeinschaften im strömenden Wasser sei die Stromufergemeinschaft genannt, wie sie sich an natürlichen festen Ufern, an Kaimauern, Buhnenbauten und Steinschüttungen entwickelt, während flache, sandige Stromufer so gut wie ganz unbelebt zu sein pflegen. Die große Ähnlichkeit der Lebensbedingungen mit denen der Bergbäche bedingt auch Übereinstimmungen in der Besiedelung. Moose und Algen sind meist nur spärlich vorhanden. Die Insektenlarven beherrschen in ihrem oft massenhaften Vorkommen die Physiognomie des Ganzen. Neben Trichopteren, Ephemeriden, Perliden und Simulien treten besonders Chironomiden stark hervor. Ihnen vergesellschaftet sind Amphipoden der Gattungen *Gammarus* und auch *Corophium* sowie Planarien *(Dendrocoelum)* und Egel *(Herpobdella)*. Von festsitzenden Tieren finden sich Spongien, Bryozoen, unter Umständen auch der Hydroidpolyp *Cordylophora lacustris*. Die Mollusken sind wieder durch *Ancylus*, daneben *Neritina* und *Lithoglyphus*, sowie die Wandermuschel *Dreissena* vertreten.

Räumlich beträchtlich ausgedehnt, an Lebewesen aber sehr arm sind die Strombodengemeinschaften. Das strömende Wasser trägt im allgemeinen den feinen Detritus weg, und so besteht der Boden aus beweglichem Kies und Sand, der bei seiner unablässigen Verschiebung ein Tier- und Pflanzenleben kaum gestattet. Man findet gewöhnlich Gammariden, einige Insektenlarven, unter denen besonders die Trichopterengattung *Hydropsyche* charakteristisch ist, und große Muscheln der Gattung *Unio*. Bereicherungen dieser Fauna werden an zerstreuten Stellen dadurch bewirkt, daß Steine, Holz oder dergleichen auf dem Grunde liegen. In felsenreichen Gebieten, wie etwa im Mittelrhein, pflegt dagegen der Stromboden ähnliche Gemeinschaften wie Stromufer und Bergbach zu tragen.

Schließlich das Stromplankton oder Potamoplankton (vgl. S. 101). Seiner Entstehung nach ganz unselbständig, örtlich und zeitlich von sehr zufälliger Zusammensetzung, abhängig von dem Plankton der Nebenflüsse, Seen, Altwässer, ist es durch bestimmte Arten kaum zu kennzeichnen. Diatomeen, auch Oscillatorien, einige Grünalgen und viele Rotatorien pflegen Hauptbestandteile zu sein, andere Formen wieder gehen schnell darin zugrunde. Der Individuenmenge nach ist es meist arm, zumal wenn längere Stromstrecken zuflußarm sind. Jahreszeitlichen Unterschieden ist es naturgemäß sehr unterworfen.

Ich schließe hiermit diesen Versuch einer Übersicht der wichtigsten Lebensgemeinschaften der Gewässer ab. Es sei dabei noch auf zwei Dinge aufmerksam gemacht. Einerseits darauf, daß eine scharfe Kennzeichnung dieser Gemeinschaften Berücksichtigung der einzelnen Arten, also eine genaue Artenkenntnis voraussetzt. Das Studium der Biocönosen zeigt oft, daß bestimmte Arten auf ganz bestimmte besondere Bedingungen sehr scharf eingestellt sind, und daß diese Arten die ihnen zusagenden Wohnstätten auch immer mit überraschender Sicherheit aufzufinden vermögen. Die Zusammensetzung der Gemeinschaften ist also weder zufällig noch, wie es bei der meist nur allgemeinen Nennung der Tier- und Pflanzengruppen im vorstehenden scheinen könnte, mehr oder weniger unbestimmt. Als Zweites sei hervorgehoben, daß sich die Darstellung absichtlich auf Typen beschränkt. Naturgemäß gibt es überall Zwischenformen, Nebenformen und Übergänge. Auf sie ist in der allgemeinen Betrachtung der Lebensgemeinschaften schon häufiger eingegangen worden, weil zu ihnen die Extremfälle gehören, in denen die Wirkung der Faktoren des Mediums am deutlichsten ist. Auch im folgenden Hauptabschnitt, der es mit den Zusammenhängen des Ganzen im Leben der Gewässer zu tun hat, wird noch gelegentlich auf sie zurückzukommen sein.

Dritter Abschnitt.

Das Gesamtleben im Wasser.

Der Erdkörper ist von mehreren Stoffschichten umhüllt, die sich nach ihrem verschiedenen spezifischen Gewicht um ihn herum anordnen. Man spricht besonders von der Atmosphäre und der Lithosphäre als solchen Schichten, behandelt aber auch oft das Wasser und das Lebendige auf der Erde, trotzdem sie nicht in geschlossener Masse den Erdkern ganz umhüllen, als entsprechende Einheiten, indem man sie als Hydrosphäre und Biosphäre bezeichnet. Das, was man Biosphäre nennen kann, liegt teils der Atmosphäre, teils der Hydrosphäre eingebettet. Dieser letztere Teil ist es, der uns beschäftigt, und der uns nunmehr auf eine neue Weise, nämlich als Ganzes in Beziehung zu dem Ganzen der Hydrosphäre beschäftigen soll.

Wir haben bisher immer unsere Aufmerksamkeit auf einzelne Punkte beschränkt, zunächst auf die individuellen Punkte der Lebewesen, dann anf die räumlichen Punkte der Standorte. Wir haben untersucht, welche hydrobiotischen Beziehungen, d. h. Beziehungen zwischen Wasser und Leben, an diesen Punkten bestehen. Dabei haben wir es jedoch nicht unterlassen können, darauf hinzuweisen, daß sich Lebewesen und Lebensgemeinschaften nicht isoliert denken lassen, sondern alle einem großen Kontinuum eingeordnet sind, das die Erde umgibt und das Wasser durchdringt.

Worauf diese Kontinuität an den einzelnen Orten sich gründet, wurde oben betrachtet. Wir werden jetzt darauf einzugehen haben, wie durch sie die verschiedenen Orte miteinander in Verbindung gesetzt werden, wie das Kontinuum des Lebens räumlich in die Erscheinung tritt. Und wir werden demgegenüber auch das Wasser nunmehr als Kontinuum betrachten, um die Beziehungen festzustellen, welche zwischen diesen beiden Einheiten bestehen.

In dem ersten Hauptabschnitt dieses Buches (Monobiotik) wurde auseinandergesetzt, wie sich unter dem Einfluß des Wassers die Organismen nach Körperbau und Lebensweise in einer ihm eigentümlichen Weise umgebildet haben, im zweiten (Cönobiotik), wie das Wasser aus diesen Organismen überall entsprechend den örtlichen Verhältnissen eine Auswahl getroffen und daraus Lebensgemeinschaften zusammengesetzt hat, in diesem dritten Teil (Holobiotik) soll erörtert werden, wie es als Ganzes sich mit Lebewesen und Lebensgemeinschaften zusammenhängend erfüllt hat. Es wird unsere Grundfrage sein, wie die Verteilung und die örtlichen Beschaffenheitsunterschiede des Wassers die Verteilung des Lebens in ihm bedingen.

Wie bei dem Problem der Lebensgemeinschaften werden wir auch hier behaupten können: Abhängigkeit vom Wasser besteht überall. Es gibt ohne Zweifel kein Individuum, dessen Dasein an dem Orte, wo es lebt, nicht von dem Medium wesentlich mit bestimmt würde. Aber von den Gesamtlebenserscheinungen in den Gewässern werden uns im Sinne einer streng hydrobiologischen Fragestellung wieder diejenigen am meisten zu beschäftigen haben, bei denen wir imstande sind, solche Abhänigkeiten vom Wasser unmittelbar zu erkennen.

1. Die Erfüllung des Wassers mit Lebewesen.

A. Die Verteilung der Individuen einer Art.

Eine unmittelbare Anschauung von der Verteilung der Individuen einer Art läßt sich bei Wasserorganismen nur in wenigen Fällen und meist in unvollkommener Weise gewinnen. Wenn man über ein Watt zur Zeit des Niedrigwassers geht, so beobachtet man die Verteilung von *Cardium* unmittelbar, die von *Arenicola* an den Fäkalhäufchen dieser Würmer, die von *Nereis* an den Löchern, in die sie sich zurückgezogen haben, die von *Mya* an den Trichtern, aus denen sie ihre Siphonen herausstrecken. Man bemerkt eine im Großen sehr gleichmäßige, im Kleinen aber oft wechselnde Verteilung über die weite, ebene Fläche, bei der augenscheinlich die Bodenbeschaffenheit eine Rolle spielt. Daß Tange an felsigem Strande eine ziemlich ungleichmäßige, Seegräser auf glattem Sandgrund dagegen eine sehr gleichmäßige Verteilung zeigen, ist ebenfalls aus der Bodenbeschaffenheit verständlich. Auch die Verteilung pleustonischer Organismen an der Wasseroberfläche gibt oft eine unmittelbare Anschauung von der Art und Weise des Vorkommens und zugleich einen Einblick in deren Ursachen. Die Wasserlinsen können eine Teichfläche vollkommen bedecken, auch die Blätter von Seerosen, schwimmendem Laichkraut und Froschbiß decken bisweilen die Wasseroberfläche fast vollständig zu und erreichen so äußerste Dichtigkeitsgrade. Bei geringerer Häufigkeit erkennt man oft, wie von den Ursprungsstätten der Vegetation aus sich die Pflanzen nach allen Seiten ausgebreitet haben, also die Verteilung wesentlich bionomisch, durch vegetative Vorgänge bedingt ist. In anderen Fällen findet man eine Verteilung in Abhängigkeit von der Wassertiefe, wie denn einige von den genannten Pflanzen an Seeufern sich nach Tiefenzonen anordnen. Oft liegen die beweglichen Wasserlinsen an einer Seite eines Gewässers zusammengeschart, augenscheinlich vom Winde dahin getrieben. Die verteilenden Faktoren sind in solchen Fällen äußere. Betrachtet man die Ausbreitung des tierischen Planktons, z. B. der Wasserläufer und Taumelkäfer, so bemerkt man, wie sie sich nach dem Bewegungszustande des Wassers aktiv einstellen, teils ruhige Stellen aufsuchen, teils gegen den Strom schwimmen. Ihre Verteilung ist also sowohl bionomisch wie „hydronomisch“ bestimmt. In wieder anderen Fällen erscheint die Verteilung kleiner beweglicher Pleustonten, tierischer wie pflanzlicher, zufällig, weil unter den zahlreichen ihre Lage bestimmenden Faktoren keiner mit Entschiedenheit vorherrscht. Diese drei Arten der Verteilung finden wir überall wieder.

Auch über die Dichtigkeit der Bevölkerung der Gewässer lassen sich bisweilen unmittelbare Anschauungen gewinnen. Höchste Grade der Dichtigkeit, wie wir sie auf dem Lande z. B. bei einer Wiese haben, kommen des öfteren auch im Wasser vor, sofern nur reichliche Nahrung

für die betreffenden Tiere oder Pflanzen vorhanden ist. Beispiele von pleustonischen Pflanzen wurden soeben genannt. Wie es Wiesen von Seegräsern und Tangen gibt, so auch Muschelbänke, z. B. von Mießmuscheln, bei denen nichts mehr vom Boden zu sehen ist. Besonders wird diese höchste Dichtigkeit gerade von festsitzenden Tieren erreicht, z. B. von Balaniden und *Mytilus* an Uferbefestigungen, Seetonnen und Schiffsböden, von Hydroiden und Bryozoen an ähnlichen Plätzen, von Lepadiden und Tangen an Treibholz. Tubificiden kommen in Schlammablagerungen oft so dicht vor, daß sie den Boden leuchtend rot färben. Schließlich sei an die ausgedehnten, gleichsam von einer lebenden Haut überzogenen Bauten der Steinkorallen erinnert.

Hohe Dichtigkeitsgrade werden unter Umständen auch von nektonischen und planktonischen Tieren nahe der Wasseroberfläche erreicht.

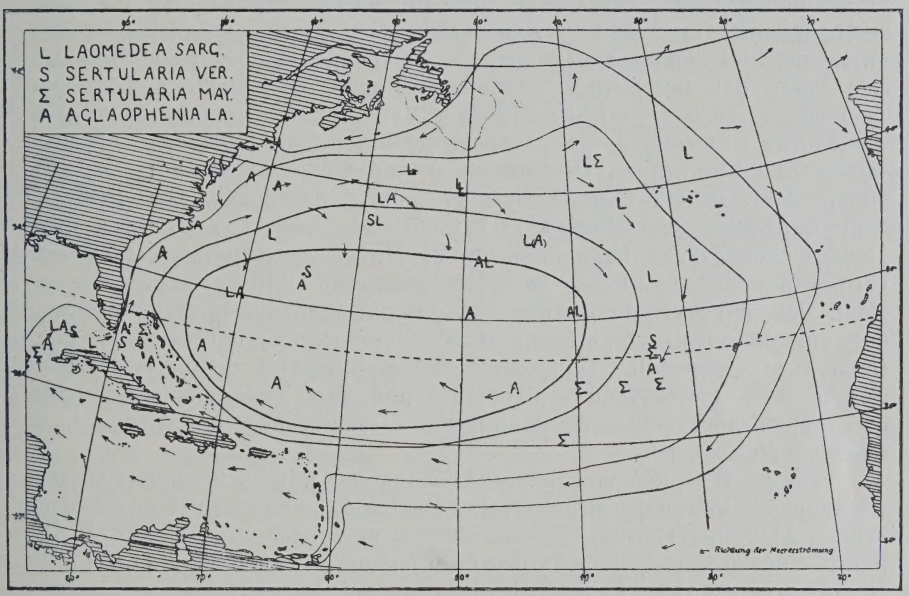


Fig. 69. Karte der Sargassosee mit den Krümmelschen Zonen der Sargassumhäufigkeit mit den Fundstätten von vier an den treibenden Tangen wachsenden Hydroidenarten. Nach Hentschel.

Die Züge der Heringe und Sprotten, so wie die der aufsteigenden jungen Aale können streckenweise fast völlig das Wasser ausfüllen. An geschützten Uferstellen von Seen stehen die Jungfische manchmal so dicht, daß man, auf sie herabblickend den Boden zwischen ihren Leibern nicht mehr erkennt. Copepoden und Cladoceren können in dichten Schwärmen auftretend das Wasser färben. Aber alle diese Beispiele von Tieren im freien Wasser sind im ganzen örtlich wie zeitlich beschränkter, während sie bei den an ein Substrat gebundenen Organismen einen regelmäßigen und dauernden Zustand darstellen können.

Die größten und einfachsten Verhältnisse zeigt die Verteilung der Individuen einer Art naturgemäß in der offenen Hochsee. Ein Beispiel davon mag zunächst das Golfkraut oder *Sargassum* des nordatlantischen Ozeans bieten, dessen Verteilung auf Grund unmittelbarer Beobachtung auf zahlreichen Seefahrten sich mit einiger Sicherheit hat quantitativ feststellen lassen. Im einzelnen ist es sehr unregelmäßig verteilt. Wenn

es vorkommt, findet man es gewöhnlich in langen, parallelen, in der Windrichtung angeordneten Streifen. Die Verteilung im großen steht augenscheinlich in Abhängigkeit von dem nördlichen Stromkreis des atlantischen Ozeans. Golfstrom, Kanarienstrom, Nordäquatorialstrom und Antillenstrom umkreisen zusammen eine „Halostase", ein stromloses Gebiet. Ungefähr mit diesem (Fig. 69) fällt die Hauptentwicklung des Golfkrauts zusammen, im Bereich der Ströme wird es nach allen Seiten hin ärmer; außerhalb des Stromkreises wird es kaum noch gefunden, aber es kommt doch vor, daß einzelne Stöckchen bis an die deutschen Küsten verschlagen werden.

Überseeische Expeditionen, auf denen quantitative Planktonuntersuchungen ausgeführt wurden, haben einen Einblick in die Verteilung der kleinsten Tiere und Pflanzen auf hoher See ermöglicht. Die deutsche „Planktonexpedition" des Jahres 1889 im nordatlantischen Ozean hat gezeigt, daß die verschiedenen Arten sich sehr verschieden verhalten, daß unter gleichbleibenden Umständen die Verteilung eine sehr gleichmäßige sein kann, daß bei stetiger Veränderung eines Hauptfaktors, z. B. der Temperatur, auch die Dichtigkeit einer Art sich stetig ändern kann, daß wesentliche Unterschiede der Hauptbedingungen des Lebens, z. B. Warmwasser und Kühlwasser, Hochseewasser und Küstenwasser, oft sehr auffallende Unterschiede in der Dichtigkeit einer Art bedingen. Die „Deutschland"-Expedition des Jahres 1911 hat auf dem Wege von Hamburg nach Buenos Aires diese Ergebnisse durch Mitberücksichtigung der Tiefenverbreitung noch deutlicher zu fassen vermocht. Sie hat aber auch gezeigt, daß die Verteilungsweise der Organismen durch die Verteilung der auf den hydrographischen Karten vorwiegend dargestellten Faktoren, wie Salzgehalt, Temperatur, Sauerstoffgehalt des Wassers, bei weitem nicht erschöpfend erklärt wird und zum Teil einer besonderen den Organismen selbst eigentümlichen Gesetzlichkeit unterliegt, d. h. eine bionomische ist.

Einige Beispiele mögen die Abhängigkeit der Dichtigkeit von verschiedenen Faktoren deutlicher zeigen. Die Planktonexpedition fand die blaugrünen Algen der Gattung *Trichodesmium* nur südlich von 45° nördl. Br. und in einer ausgesprochenen Höchstentwicklung zwischen 30° und 5° nördl. Br. Auch anderweitig haben sich diese Pflanzen deutlich als Warmwasserplanktonten gekennzeichnet. Auf der fast geradlinigen Fahrt von Para nach dem Kanal traten die Appendicularien der Gattung *Oicopleura* in sehr gleichmäßiger doch nach Norden allmählich abnehmender Dichte auf. Auch darin dürfte Abhängigkeit von der Temperatur, zugleich geringe Abhängigkeit von anderen Faktoren zum Ausdruck kommen. Fischeier fanden sich in einer, im Verhältnis zu den anderen Teilen des Reiseweges ganz ungeheueren Menge in der nördlichen Nordsee, augenscheinlich infolge des Fischreichtums des Schelfgebiets. Die sogenannten Cyphonautes-larven der Bryozoengattung *Membranipora* zeigten, abgesehen von einer Maximalentwicklung nahe den europäischen Küsten, sehr große Dichte auf dem ganzen Teil des Reiseweges nördlich und östlich von den Bermudas, und zwar genau auf der Strecke, wo treibendes Sargassum beobachtet wurde. Es waren das die Larvenbestände, welche zu den überall das Golfkraut bedeckenden Bryozoenkolonien gehörten. Muschellarven traten in auffallender Häufigkeit an mehreren küstennahen Punkten auf, wie bei den Bermudas, den Kap Verden, Fernando Noronha, bei Para und im Kanal. Zahlreiche Organismen zeigten Massenentwicklung in der Irmingersee, spärlichstes Vorkommen in der Sargassosee, beides ver-

mutlich infolge der Gunst oder Ungunst der Ernährungsbedingungen, wie später dargelegt werden soll.

Auf der „Deutschland"-Expedition zeigte eine unmittelbare Abhängigkeit von dem Verlauf der Isothermen, der Isohalinen und der Linien gleicher Sauerstoffverhältnisse unter den allerdings nicht zahlreichen genauer untersuchten Arten eigentlich nur eine, die Coccolithophoride *Calyptrosphaera oblonga* (Fig. 79). Ich komme später auf sie zurück. Deutliche Abhängigkeit von den Strömungen trat vielfach, besonders aber in dem stark strömenden und gut abgegrenzten Nordteil des Südäquatorialstroms, hervor, der in etwa der Linie Pernambuco—Gibraltar senkrecht zu seiner Stromrichtung durchfahren wurde. Am deutlichsten zeigte dies die Coccolithophoride *Coccolithophora fragilis* (Fig. 70), die in der ganzen Fahrtlinie der Expedition fast ausschließlich auf dies Stromgebiet beschränkt war. Die Kurven, welche die Dichteverhältnisse der Art in einer wagerechten Ausdehnung von etwa 1300 km und einer Tiefe von 200 m darstellen (wobei die senkrechten Abstände 4300mal „übertieft" sind), lassen erkennen, daß eine geschlossene „Volksmasse" innerhalb der Strömung vorhanden war, deren Schicksal augenscheinlich mit dem des Wassers der Strömung in engem Zusammenhang stehen mußte. Der „Kern" dieser Volksmasse lag zwischen 50 und 100 m Tiefe, jedenfalls deswegen, weil dort optimale Bedingungen der Beleuchtung für die Art vorhanden waren. Von hier aus nahm nach oben und unten und allen Seiten hin die Dichtigkeit stetig ab.

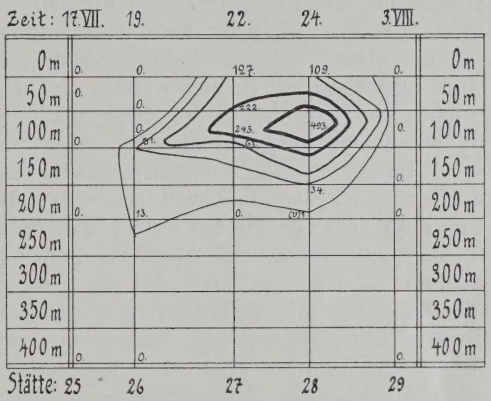


Fig. 70. Dichteverteilung von *Coccolithophora fragilis* in einem Querschnitt des Südäquatorialstroms. Die eingeschriebenen Individuenzahlen beziehen sich auf 1000 ccm Wasser. Die Entfernung von Stätte 26 bis 29 beträgt 1326 km. Nach Lohmann.

Die Volksmassen anderer Arten des Planktons zeigen in ihrer Ausbreitung meistens nicht die schematische Regelmäßigkeit wie das besprochene Beispiel. Die Verhältnisse sind augenscheinlich meist sehr verwickelt. Ohne Zweifel bestimmt das Verhältnis, in dem Fortpflanzung und Tod in einem von einer Art gebildeten „Planktonvolk" zueinander stehen, bestimmen der Vermehrungsfuß (Gonotoccus) und die Vernichtungsgröße (Nekrotoccus) an jedem Orte die Dichte der Bevölkerung. Wieweit die Ergebnisse des unablässigen Sterbens und Geborenwerdens innerhalb des Volkes von dessen physiologischem Zustande abhängt, also bionomisch bedingt ist, wieweit von dem Zustande des umgebenden Wassers, also hydronomisch bedingt, läßt sich schwer entscheiden. Das erstere wird wahrscheinlich, wenn eine Volksmasse irgendwo in der Hochsee, ohne daß deren physikalische Bedingungen sich wesentlich ändern, schwächer wird und schwindet. Das letztere tritt zum Beispiel deutlich hervor, wenn von den Diatomeen *Chaetoceras* und *Rhizosolenia stolterfothi* da, wo Brasilstrom und Falklandstrom in der Nähe der La Plata-Mündung ihre verschieden warmen Wassermassen mischen, in kalten Stromteilen die Bestände sehr kräftig

entwickelt sind, in warmen aber vollständig fehlen. Da setzt augenscheinlich der Temperatursprung der Ausbreitung eine Grenze.

Im Großen wie im Kleinen bestimmen also augenscheinlich die gleichen beiden Faktorenkomplexe, der hydronomische und der bionomische, gemeinsam die Verteilung der Individuen und die Volksdichte einer jeden tierischen und pflanzlichen Art.

B. Die Verteilung der Arten.

Man gewinnt vielfach, insbesondere wenn man die Ergebnisse der Planktonexpeditionen betrachtet, den Eindruck, daß es eine ganze Anzahl Arten gibt, welche durch den ganzen atlantischen Ozean verbreitet sind und von den Faktoren der Umgebung, wie z. B. den starken Unterschieden der Temperatur und des Salzgehaltes, nur in bezug auf die Individuenmengen beeinflußt werden. Noch mächtiger wird dieser Eindruck, wenn man sieht, daß viele solche Arten auch die anderen beiden großen Ozeane, vielleicht das ganze Weltmeer bewohnen. Darin kommt augenscheinlich die trotz aller Unterschiede von Ort zu Ort doch immerhin große Einförmigkeit der Lebensbedingungen, hauptsächlich soweit es sich um die offene Hochsee handelt, zum Ausdruck. Verbreitungsschranken sind augenscheinlich bei weitem nicht in dem Maße wie für Landorganismen vorhanden, vor allem auch, was vielleicht wichtiger ist, nicht in der Schärfe wie bei diesen.

Immerhin bleibt eine irgendwie beschränkte Verbreitung der Arten doch die Regel. Insbesondere setzt die Temperatur Schranken. Das Plankton läßt in vielen Fällen deutlich Warmwasser- und Kaltwasserformen unterscheiden. Auch bei benthonischen und nektonischen Organismen ist das der Fall. Als ein paar auffallende Beispiele mögen das die Wale und die Riffkorallen zeigen. Die Wale beginnen im höchsten Norden mit Grönlandwal, Narwal und Weißwal. Es folgen in der nördlichen gemäßigten Zone der Nordkaper und die großen Furchenwale, Blauwal, Finnwal, Buckelwal u. a. Für die Tropen ist der Pottwal charakteristisch. Im südlichen gemäßigten Gebiet treten zum Teil die Furchenwale, insbesondere aber der Nordkaper, unter dem Namen Südwal dort bekannt, wieder auf. Trotz ihrer Fähigkeit zu gewaltigen Wanderungen sind also die Wale deutlich zonal verteilt. Die riffbauenden Korallen bedürfen hoher gleichmäßiger Wärmegrade. So sind die Korallenriffe mit fast ausnahmsloser Regelmäßigkeit auf den Gürtel zwischen den beiden Isothermen des Meerwassers für 20° im kältesten Monat beschränkt. Innerhalb dieses Gürtels fehlen sie an den Stellen, wo kaltes Wasser aus der Tiefe aufsteigt, wie z. B. an der Westküste von Südamerika.

Im Gegensatz zu denen der Hochsee sind die Arten der Flachseegebiete längs der Küsten vielfach beschränkter, entsprechend dem größeren Wandel der Lebensbedingungen. Neben der Temperatur bedingen diese Verbreitung die Gestaltung der Küsten, die Bodenbeschaffenheit, die wechselnden, besonders durch Mündungen großer Ströme beeinflußten Salzgehaltsverhältnisse, die Strömungen u. dgl. m.

Das Süßwasser zeigt inbetreff der Artenverbreitung die einfachsten und klarsten Verhältnisse in den großen Stromsystemen. Daß auch hier die zusammenhängende Wassermasse gute Vorbedingungen für eine sehr weite Verbreitung darbietet, liegt auf der Hand. Sie findet in der Tat insbesondere bei Organismen des Potamoplanktons vielfach statt. Andererseits sind Unterschiede deutlich. Man unterscheidet z. B. seit langem fischereilich vier Hauptzonen in den Stromsystemen Nordeuropas, die

Forellenregion, die Äschenregion, die Barbenregion und die Bleiregion. Bedingt sind sie augenscheinlich zum Teil durch die Bodenbeschaffenheit, den felsigen, steinigen, kiesigen, sandigen Untergrund der Gewässer, der ja seinerseits wiederum eine Wirkung des Wassers selbst ist. Daneben kommen wohl Temperaturverhältnisse u. a. in Betracht.

Zusammen genommen zeigen diese wenigen Beispiele, daß neben den großen, allbeherrschenden Faktoren, wie der Wärme, besonders die morphologische Eigenart der Gewässer, ihre Größe, Gestalt und Abgrenzung für die Artenverbreitung bestimmend ist.

Wie in den Verbreitungszuständen so kommen auch in den Verbreitungsvorgängen die dem Wasser eigentümlichen Ausbreitungsbedingungen für die Arten bisweilen zu charakteristischem Ausdruck, was besonders in der Besiedelungsgeschichte der Flußläufe hervortritt. Die Muschel

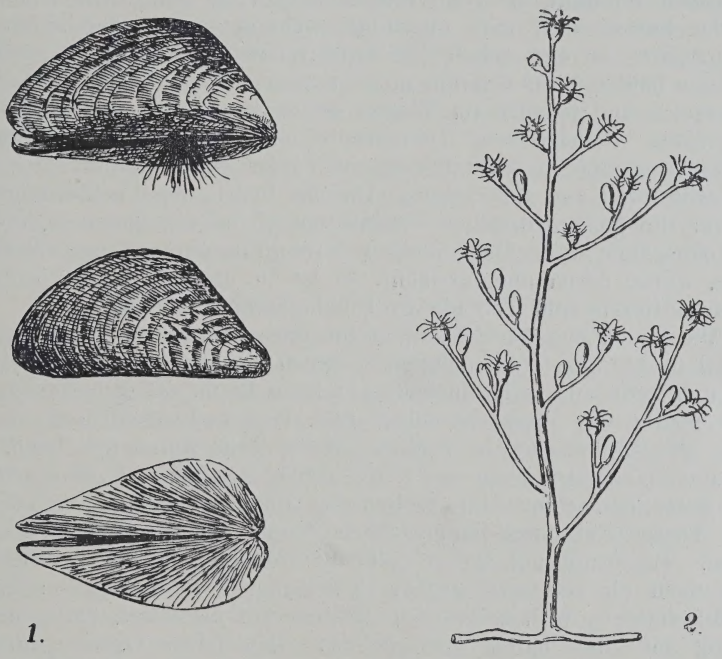


Fig. 71. (1) *Dreissena polymorpha* und (2) *Cordylophora lacustris*. Nach Hentschel.

Dreissena polymorpha (Fig. 71) hat sich aus dem pontisch-kaspischen Gebiet in weniger als einem Jahrhundert durch ganz Europa bis an die Nordsee verbreitet, augenscheinlich besonders vermöge des ausgedehnten russischen Kanalsystems. Der Hydroidpolyp *Cordylophora lacustris* war in der Mitte des vorigen Jahrhunderts als Brackwasserorganismus bekannt. Mehr und mehr ist er in das Süßwasser eingewandert und besitzt z. B. im Bereich der Elbe jetzt schon eine weite Verbreitung. Auch gewisse Amphipoden und Schnecken scheinen gegenwärtig in Norddeutschland ihr Gebiet in den Flußläufen zu erweitern. Andererseits gibt es Tier- und Pflanzenarten, die verschwinden, dies allerdings in Kulturländern oft unter dem Einfluß des Menschen.

Auch im Meere sind Verschiebungen der Artverbreitung nachweisbar, wenn auch naturgemäß seltener und schwieriger. In dem gut be-

kannten Golf von Neapel ist in den letzten Jahrzehnten ein dekapoder Krebs mit solcher Deutlichkeit neu aufgetreten, daß ihn sogar die Fischer als Neuerscheinung kannten. Eins der merkwürdigsten Beispiele ist das der Diatomee *Biddulphia sinensis*. Früher nur aus dem Plankton der indopazifischen Gewässer bekannt, tauchte sie seit 1903 in der Nordsee auf und vermehrte sich hier stark. Gegenwärtig ist sie eine der charakteristischsten Küstenformen, z. B. im Mündungsgebiet der Elbe und Weser. Man muß annehmen, daß es sich hierbei um eine Verschleppung der Keime durch Schiffe vom indischen Ozean nach Europa handelt. Eine Anzahl anderer Organismen dürfte ebenfalls dem Schiffsverkehr die weite Verbreitung durch die Meere der Erde verdanken.

Daß das Wasser selbst ein vorzügliches Verbreitungsmittel für Plankton und Nekton sowie für die Keime und Larven der Bodenorganismen darstellt, ist selbstverständlich. Für pflanzliche Keime und tierische Larven darf man allerdings nicht annehmen, daß unbegrenzte Wassermassen an sich schon ihre unbegrenzte Ausbreitung ermöglichen. Einerseits haben diese Gebilde meist nur eine beschränkte Lebensdauer, andererseits sind ja auch im Wasser selbst Hemmnisse vorhanden. Wo Wasserarten verschiedener Temperatur oder verschiedenen Salzgehalts aufeinander stoßen, liegen stets auch mehr oder weniger deutliche Grenzen der Verbreitung von Lebewesen. Daß die hydrischen Verbreitungsmittel auch für die nicht hydrischen Organismen in Betracht kommen, wie z. B. die Kokospalme und viele andere Strandpflanzen mit schwimmenden Samen, wurde schon oben erwähnt. So ist die geographische Verbreitung der Strandfloren zum Teil ein hydrobiologisches Problem.

Die bedeutsamsten Schranken für die Ausbreitung hydrischer Tier- und Pflanzenformen stellen augenscheinlich die Landmassen dar. Daß es im Binnenlande auf verhältnismäßig kleinem Raum oft sehr verschiedene Lebensbezirke der Wasserbewohner gibt, liegt hauptsächlich an der Zerteilung des Süßwassers in zahllose kleine Teile durch das Land. Und auch die Meere, trotzdem sie eine große zusammenhängende Wassermasse darstellen, erfahren ihre biologische Gliederung nächst der Scheidung durch Temperaturzonen hauptsächlich durch zwischengeschobene Landmassen. In bezug auf tiefere Teile der Meere sind auch unterseeische Erhebungen oft von sehr großer Bedeutung. Die biologische Eigenart des Mittelmeeres wird wesentlich dadurch mit bestimmt, daß seine Verbindung mit der kalten Tiefsee des atlantischen Ozeans durch die Höhe der Schwelle bei Gibraltar unterbrochen ist. Eine ähnliche Schwelle trennt die arktische Tiefsee von der des atlantischen Ozeans ab.

Nicht für alle Organismen des Wassers aber sind Landmassen unüberwindliche Scheidewände. Neben den Überflutungen von Wasserscheiden, die bei Überschwemmungen stattfinden, gibt es noch mancherlei Verbreitungsgelegenheiten für Süßwasserorganismen. Flugfähige Tiere wandern von Gewässer zu Gewässer. Diese Tiere, Vögel besonders, aber auch Käfer schleppen leicht andere Organismen mit. Ein wenig Schlamm an den Füßen eines Sumpfvogels kann viele Keime übertragen. Dauerzustände, welche die Austrocknung ertragen, sind aber auch leicht dem Winde verfallen, der sie mit dem Staub über weite Landstrecken verschleppt und neuen Gewässern zuführt. Viele Süßwasserorganismen werden unablässig durch Ströme ins Meer geführt; haben sie Dauerstadien, die das Salzwasser ertragen können, oder gelingt es ihnen, sich durch Verkriechen in jenen schwimmenden Inseln, die sich auf großen tropischen Strömen bilden, vor dem Salzwasser zu schützen, so ist auch

die Möglichkeit einer Verschleppung über das Meer weg nicht ausgeschlossen. Von dem Einfluß des Menschen in dieser Richtung braucht nicht ausführlich gesprochen zu werden. Es sei nur die Bedeutung der Schiffahrt für die Verschleppung stromaufwärts hervorgehoben.

Geschichtliche Zufälligkeiten können also eine wesentliche Bedeutung haben. Historische Vorgänge im Großen, geologische Veränderungen spielen für die Verbreitung der Landpflanzen und Landtiere die allergrößte Rolle. Wenig auffallend ist das im allgemeinen in bezug auf Meerestiere, deutlicher läßt die Besiedelung mancher Binnengewässer, insbesondere Seen, noch den Einfluß der Geschichte des Gewässers erkennen. Auf der Geschichte der Ostsee beruht augenscheinlich das Vorkommen des Seehundes *Phoca foetida* im Bottnischen Meerbusen, im Ladogasee und im Saimasee in Finnland, während er in der westlichen Ostsee fast fehlt. Auch im Baikalsee lebt diese Seehundart in einer besonderen Varietät. Sie stellt auch dort mit einer Anzahl anderer Tiere zusammen einen Bestandteil marinen Ursprungs dar. Es kommen in diesem See z. B. eine opisthobranche Schnecke und ein Polychät vor. Auch im Ostseegebiet gibt es unter den wirbellosen Tieren solche „Relikte“ (s. auch S. 207).

Diese Beispiele zeigen zur Genüge, wie die Verteilung der tierischen und pflanzlichen Arten durch das Wasser der Erde hin hauptsächlich auf die physikalisch-chemische Beschaffenheit der Gewässer, ihre Gestaltung und räumlichen Lagebeziehungen und ihre Geschichte zurückzuführen ist.

C. Die Verteilung der Lebensgemeinschaften.

Die einzelne tierische oder pflanzliche Art ist überall, wo sie vorkommt, im allgemeinen sicher erkennbar und daher in hohem Grade geeignet, sowohl durch die Dichtigkeit, in der ihre Individuen auftreten, wie durch die Grenzen ihrer Ausbreitung die verteilende Wirkung des Mediums klar zum Ausdruck zu bringen. Die Lebensgemeinschaft ist kein im selben Sinne und Grade bestimmtes Gebilde. Ein und dieselbe Gemeinschaft kehrt nicht an zwei Orten in ganz gleicher Weise wieder, sondern die leisesten Unterschiede der Umweltsbedingungen gestalten sie immer schon um ein Weniges um. Aber in dieser Wandelbarkeit liegt auch ihr Vorzug.

Man kann eine bestimmte Lebensgemeinschaft begrifflich kennzeichnen und sie dann gleichsam wie eine systematische Art behandeln, indem man fragt, wo sie mit denselben Merkmalen wieder auftritt, wie weit sie sich ausbreitet. Man kann sie aber auch unter Vermeidung einer Begriffsbestimmung gerade auf ihre Wandelbarkeit hin untersuchen und sie als einen biologischen Ausdruck für die Wandelbarkeit der Standortsbedingungen betrachten. Dies letztere Verfahren, obwohl schwieriger, ist ohne Zweifel das naturgemäßere. Die Verteilung und Verwandlung der Lebensgemeinschaften muß schließlich den vollkommensten Ausdruck für die Wirkung der Gesamtheit der Faktoren geben. Arten pflegen doch immer von einzelnen Faktoren besonders abhängig zu sein und das Gesamtleben im Wasser nur mehr oder weniger einseitig zu beleuchten.

Wie eine solche Lebensgemeinschaft auf die verschiedenen Bedingungen, welche das Wasser an verschiedenen Orten darbietet, reagiert, mag an dem Bewuchs gezeigt werden, welcher sich an Seeschiffen bildet. Verhältnismäßig einfach zusammengesetzt (s. oben S. 100) tritt er im Grunde auf der ganzen Erde gleichartig auf. Die allgemeinen Lebensbedingungen, welche an allen Schiffen auf allen Fahrten die gleichen sind, geben ihm ein immer wiederkehrendes Grundgepräge. Andererseits ist

er deutlich verschieden in bezug auf die vorkommenden Arten, die Dichtigkeit und die Größe der Tiere, je nach der Herkunft der verschiedenen, in nordeuropäische Häfen einlaufenden Schiffe. Er ist im allgemeinen reicher, wenn er aus warmen, ärmer wenn er aus kühlen Meeren kommt, reicher wenn er aus Salzwasser-, ärmer wenn er aus Brackwasserhäfen stammt. Dazu kommen andere, nicht leicht übersehbare Faktoren, welche ihm ein den verschiedenen Küsten eigentümliches Gepräge geben. So ist Westafrika am reichsten an verhältnismäßig sehr großen Balaniden, Ostafrika besonders durch starken Hydroidenbewuchs ausgezeichnet usw.

Wie die Einheit der Lebensbedingungen in einem großen Gebiet neben den feineren Unterschieden in seinen verschiedenen Teilen an einer Lebensgemeinschaft zum Ausdruck kommen kann, mag der Bewuchs an den treibenden Tangen der Sargassosee verdeutlichen. Wie schon früher (S. 106) erwähnt, trägt die lebende Sargassumpflanze in dem ganzen gewaltigen Gebiet einen Bewuchs, der überall im wesentlichen aus den gleichen Bestandteilen besteht. Darin drückt sich aus, daß die nordatlantische Halostase mit den umkreisenden Strömungen ein geschlossenes Meeresgebiet von sehr einheitlichen Lebensbedingungen ist. Genauere Untersuchung unter Berücksichtigung der verschiedenen Arten von Tieren und Pflanzen läßt aber deutlich erkennen, wie die eigentliche Halostase sich von den umgebenden Strömungen unterscheidet, und wie die verschiedenen Teile des Kreisstromes eine verschiedene Besiedelung zeigen, hauptsächlich dadurch bestimmt, ob das Wasser Gelegenheit gehabt hat, beim Hinstreichen an Festländern und Inselgruppen sich mit planktonischen Keimen festsitzender Küstenorganismen zu beladen oder nicht.

Im ganzen sind unsere Kenntnisse über die Ausbreitung der Lebensgemeinschaften im Wasser nur sehr unbestimmt. Gewisse wohlausgeprägte Typen, wie die Korallenriffe, gewisse beschränkte Gebiete, wie Nord- und Ostsee, gewisse besondere Bedingungskomplexe, wie die der Abwassergebiete sind mehr oder weniger gut in dieser Richtung untersucht; von der Möglichkeit, für größere Meeres- oder Süßwassergebiete die Verteilung der Lebensgemeinschaften durch die hydrischen Faktorenkomplexe verständlich zu machen, sind wir noch weit entfernt.

2. Die Bevölkerung der verschiedenen Gewässerarten.

Wir haben im vorstehenden an drei Arten natürlicher Gebilde gezeigt, wie die Organismen im Wasser verteilt sind, an Individuen, Arten und Lebensgemeinschaften. Wir haben erörtert, nach welchen Regeln sie das Wasser erfüllen. Was verteilend wirkt, was eine gleichmäßige Ausbreitung unmöglich macht, sind die Unterschiede der Gewässer und Gewässerteile. Diese Unterschiede sind so groß, daß Allgemeingültiges nur sehr wenig über das Gesamtleben im Wasser ausgesagt werden kann. Die sogenannte Hydrosphäre ist eben nicht ein großes, einheitliches Gebilde, wie die Atmosphäre, sondern sie zerfällt in viele und verschiedenartige Teile. Wir werden diese einzeln behandeln müssen.

Dabei wird es zweckmäßig sein, eine Hauptscheidelinie zwischen den Meeren einerseits und den Binnengewässern andererseits zu ziehen. Es wäre allerdings auch eine andere Haupteinteilung zu verteidigen, nämlich die Gegenüberstellung der großen, tiefen, zusammenhängenden Wassermasse der offenen Ozeane und der sämtlichen übrigen kleineren, flacheren, stark unter dem Einfluß des Landes stehenden Gewässer. In der Tat ist trotz aller Übergänge zwischen Hochsee und Flachsee doch

der offene Ozean mit seinen ohne Unterbrechung ungeheuer weit ausgedehnten Wassermassen, seiner mehrere Kilometer betragenden Tiefe, seiner hochgradigen Unabhängigkeit gegenüber den Festlandseinflüssen, seinen erstaunlich großzügigen physischen Verhältnissen ein Lebensbezirk, der sich von den flachen Küstengewässern vielleicht wesentlicher unterscheidet als diese von manchen Binnenlandsbezirken. Nur die systematische Zusammensetzung der Tier- und Pflanzenwelt ist eine wesentliche Verschiedenheit zwischen diesen beiden letzteren, doch ist es für die meisten hydrobiologischen Erscheinungen nicht von sehr großer Bedeutung, an was für Organismen sie sich äußern.

Wenn wir an der gewohnten Einteilung in Meer und Binnengewässer festhalten, so werden wir besonders folgende morphologische und physikalisch-chemische Unterschiede ins Auge zu fassen haben. Das Meer hat große, zusammenhängende Wassermassen, das Süßwasser kleine und vielfach zerteilte. Die Formenmannigfaltigkeit der Binnengewässer ist verhältnismäßig viel größer als die der Meere. In bezug auf die Entfernungen, welche zwischen den Wasserteilen einerseits und Boden und Ufern andererseits vorkommen können, entspricht das Binnenlandwasser im allgemeinen nur den „litoralen" Teilen des Meeres, d. h. Gebieten mit nicht über 30—40 m Wassertiefe. Man könnte von einem Litoralcharakter des Süßwassers sprechen; der eben ist das, was die erwähnte Annäherung an die marinen Küstengewässer bewirkt. Chemisch ist der Unterschied des Salzgehaltes von maßgebender Bedeutung. Die Zufuhr gelöster Nährstoffe vom Lande her ist naturgemäß in den Binnengewässern im allgemeinen eine viel beträchtlichere als im Meere. Die Bewegungen des Wassers sind hier und dort besonders dem Grade nach verschieden. Wellen und Brandung sind im Meere, Strömung ist im Süßwasser im allgemeinen heftiger. In den Gezeiten besitzen die Meere eine besondere Bewegungsart für sich, denn die schwachen Gezeiten großer Binnenseen sind bedeutungslos. Der Gefrierpunkt liegt im Meere zwischen -2^0 und -3^0 C. Das spezifische Gewicht des Meereswassers ist etwa 1,037. Besonders wichtig ist es, daß das Süßwasser bei 4^0 C seine größte Dichte und Schwere erreicht, während das Salzwasser bis zum Gefrierpunkte an Dichte und Schwere zunimmt.

A. Das Meer.

a) Der offene Ozean.

α) Die Tiefenverteilung der Organismen.

Wenn die Erde von einem allgemeinen atmosphärenartigen Ozean bedeckt wäre, der nicht von Kontinentaltafeln unterbrochen würde, so wäre vermutlich die Verteilung der Organismen in diesem einzigen Gewässer eine in horizontaler Richtung sehr gleichförmige, nur zonal mehr oder weniger abgestufte. Dagegen würde die Verteilung nach der Tiefe kaum einen anderen Zustand zeigen, als wir ihn gegenwärtig in den offenen Ozeanen haben. Das Idealmeer wäre durch die Zustände und Vorgänge in einer einzigen zur Oberfläche senkrechten Wassersäule im wesentlichen gekennzeichnet. Eine ähnliche besondere, einzigartige Bedeutung haben für uns die Lebensvorgänge in einer solchen Wassersäule aus einem der wirklichen Ozeane. Wir stellen daher ihre Besprechung allem anderen voran und gewissermaßen auch als den reinsten Typus der Lebensverteilung im Wasser allem anderen gegenüber.

Wir müssen uns diese Wassersäule etwa 4000 m hoch denken. Nur ihr oberster Teil, etwa ein Zehntel der Gesamtlänge, ist durchleuchtet, schwach durchleuchtet, denn die letzten Lichtspuren verschwinden im günstigsten Falle unter 400 m Tiefe, eine tageshelle Beleuchtung dringt noch nicht bis zu einem Hundertstel der Säulenhöhe hinab, und die Tagesdauer verkürzt sich schnell mit der Tiefe. Auch die Farbe des Lichtes ändert sich. Die Temperatur des Wassers ist unten tief, nahe dem Gefrierpunkt gelegen, und sehr beständig, an der Oberfläche der Lufttemperatur entsprechend, nach Jahres- und Tageszeiten schwankend. Von unten nach oben nimmt in den warmen Gebieten die Temperatur allmählich zu, doch nicht gleichmäßig. Umgekehrt ist es mit der Dichte. Dagegen ändern sich Salzgehalt und Sauerstoffgehalt nicht in so regelmäßiger Weise. Obwohl der Sauerstoffgehalt seine höchsten Werte meist an der Oberfläche erreicht, liegen die niedersten nicht in den größten Tiefen. Der Druck nimmt naturgemäß nach unten außerordentlich zu. Vertikale Wasserbewegungen gehen aufwärts und abwärts. Nur in den oberflächlichen Schichten dürften sie mit den Tageszeiten und Jahreszeiten regelmäßig wechseln.

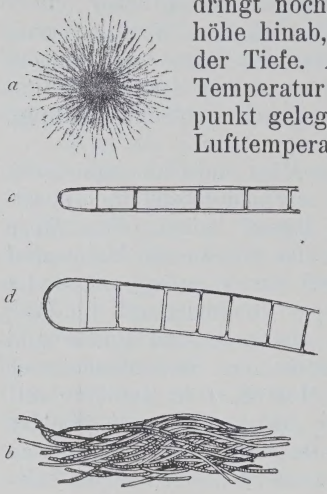


Fig. 72. *Trichodesmium thiebauti*. *a* und *b* Fadenbündel, Vergr. 20—24, *c* und *d* Fadenenden, Vergr. 400. Nach Schütt und Gomont.

Das Leben in einer solchen Wassersäule verteilt sich naturgemäß entsprechend den Unterschieden der Mediumsbeschaffenheit in den verschiedenen Tiefen. Am deutlichsten prägt sich das in der Pflanzenbevölkerung aus. Nur bis zu etwa 400 m hinab können autotrophe Pflanzen dauernd leben, ja schon bei 200 m Tiefe sind sie auf einen geringen Bruchteil der Bevölke-

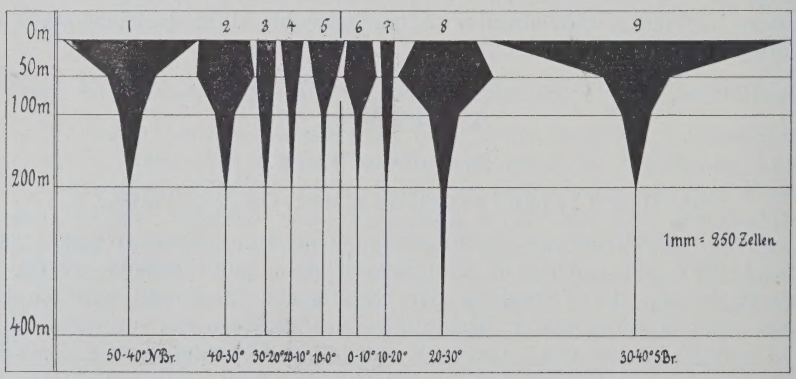


Fig. 73. Tiefenverbreitung der Protophyten für Zehngradzonen während der Fahrt der „Deutschland“ 1911. Die Breite der schwarzen Flächen entspricht der Zellenzahl in den verschiedenen Tiefen. Nach Lohmann.

rung der oberen Schichten herabgemindert. Denken wir, wie es hier zunächst geschehen soll, an eine Wassersäule aus dem tropischen Teile des Ozeans, so finden wir gewöhnlich nicht unmittelbar an der Oberfläche die stärkste Besiedelung mit planktonischen Pflanzen. Nicht das Maximum

des Lichtes ist für sie das Optimum, sondern ein etwas abgedämpftes Licht. Nur wenn die in büschelartigen Gruppen lebenden Fäden der Cyanophycee *Trichodesmium* (Fig. 72) einen wesentlichen Teil der Bevölkerung ausmachen, pflegt die größte Fülle an der Wasseroberfläche zu liegen. In den kühleren Gebieten haben allerdings fast alle Pflanzen ihr Maximum an der Oberfläche (Fig. 73 u. 75).

Gewöhnlich bilden, wie schon früher erwähnt, die Hauptmasse zwei Gruppen von Phytoflagellaten, die Peridineen und Coccolithophoriden (Fig. 74). Sie haben (Fig. 75) zwar an der Oberfläche meist schon eine große, aber die maximale Dichtigkeit erst in etwa 50 m Tiefe. Von da ab sinkt die Menge schnell bis zu 200 und dann immer langsamer zu 400 m hinab. Dies ist das Bild, wie es die kleinsten Bewohner der

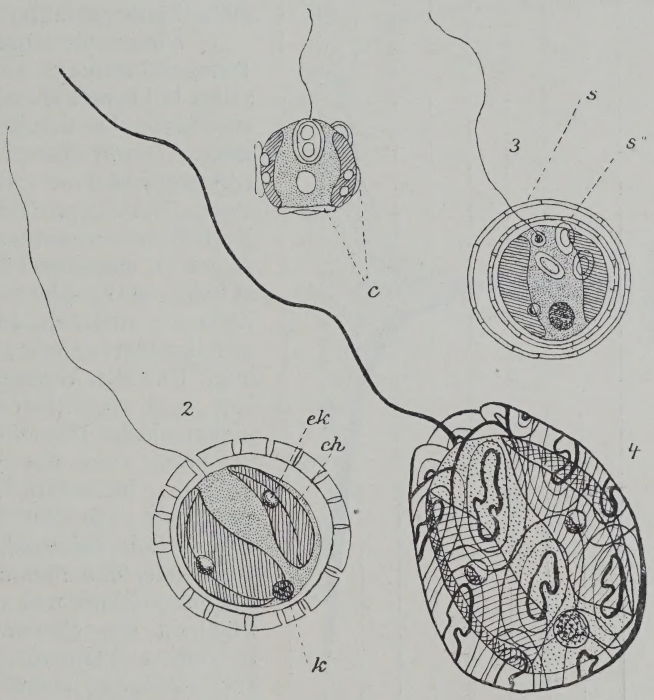


Fig. 74. Coccolithophoriden. *c* Coccolithen, *ch* Chromatophor, *ck* stark lichtbrechender Körper, *k* Kern, *s* und *s'* Schalen. Nach Lohmann.

Hochsee darstellen, das Nannoplankton. Die größeren Pflanzen, welche das Planktonnetz zu fangen vermag, z. B. Diatomeen, sind viel seltener als diese, so daß den früheren, noch nicht mit der Zentrifuge arbeitenden Planktonforschern die tropische Hochsee von großer Pflanzenarmut zu sein schien. Eine Schichtung ist aber auch für diese Planktonten nachgewiesen. Den Arten nach läßt sich von der Flora der Oberflächenschichten eine besondere „Schattenflora" unterscheiden.

Bakterien kommen ebenfalls vor, wenn auch, soweit bekannt, nicht in beträchtlichen Mengen. Sie haben gleichfalls ihr Maximum im Bereich der obersten 200 m; darunter nehmen sie schnell ab, aber sie finden sich in allen Tiefen des Wassers und auch auf dem Boden des Ozeans. Das ist verständlich, da Nährstoffe für sie überall vorhanden sein müssen.

Das Maximum der Bevölkerung liegt auch für die Tiere unter allen Umständen in den Oberschichten. Gehen wir in betreff des Tierlebens wieder von der Oberfläche aus, so haben wir zunächst die pleustonischen Formen zu erwähnen. Was da in Betracht kommt, wurde früher (S. 43f.) aufgezählt. An Menge ist diese Grenzbevölkerung, sofern nicht gerade Schwärme vorkommen, ganz unbedeutend. Das tierische Plankton, welches in den oberen Wasserschichten schwebt, besteht aus Foraminiferen, Radiolarien, Medusen, Siphonophoren, Copepoden, Pteropoden, Appendicularien, Salpen usw. Von Fischen sind die Scopeliden für diese Zone charakteristisch.

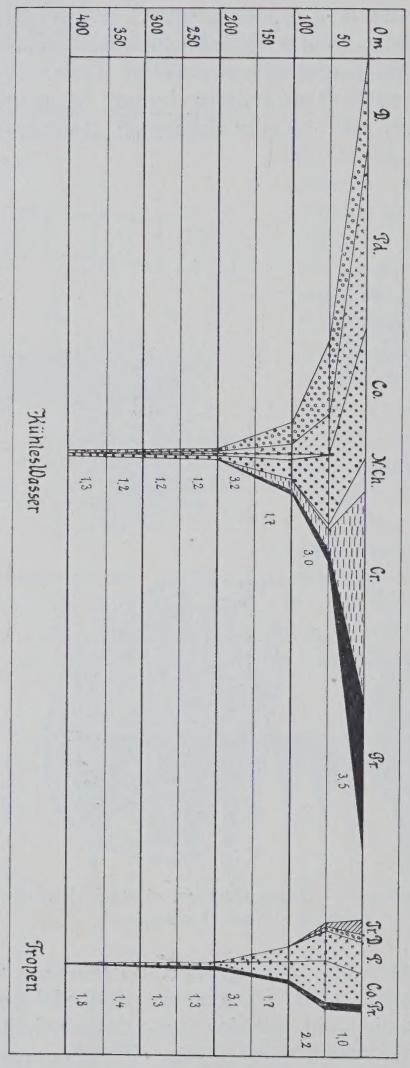


Fig. 75. Tiefenverbreitung des Planktons im Kühlwassergebiet und Warmwassergebiet während der Fahrt der „Deutschland“ 1911. *Co* Coccolithophoriden, *Cr* Cryptomonadinen, *D* Diatomeen, *N. Ch.* Nackte Chrysomonadinen, *P(Pd)* Peridineen, *Pr* Protozoen, *Tr* Trichodesmien. Nach Lohmann.

Über die quantitative Tiefenverbreitung wissen wir selbst in bezug auf dieses oberste Wasser bei den Tieren nur wenig. Die Protozoen des Zentrifugenplanktons, fast die einzigen Tiere, von denen wir Verläßliches aussagen können, zeigen in manchen Fällen eine auffallende Zunahme in einer Zone, die unterhalb des Hauptgedeihgebietes der Pflanzen liegt. Und aller Wahrscheinlichkeit nach ist überhaupt das planktonische Tierleben, auch in bezug auf die größeren Formen, besonders reich in der Tiefe von 200—400 m. Das versteht sich wohl aus dem Umstande, daß hier absinkendes pflanzliches und tierisches Plankton der obersten Zonen in reicher Fülle als Nahrung zur Verfügung steht.

Was die Ursachen der Tierverteilung innerhalb der obersten Schichten sind, läßt sich im übrigen nur in wenigen Fällen deutlich erkennen. Von den Radiolarien kommen nur hier die Acanthometriden vor. Es sind typische Warmwassertiere, welchen die tieferen, kühleren Gewässer nicht zusagen. Bei den Copepoden des Indischen Ozeans kommt eine Abhängigkeit von der Temperatur besonders darin deutlich zum Ausdruck, daß in der sogenannten Sprungschicht, in der die Temperatur mit der Tiefe auffallend schnell sinkt, eine beträchtliche Verarmung eintritt (Fig. 76). Bei den Fischen und manchen anderen höheren Tieren scheint irgendwie das Licht eine Rolle zu spielen. Jedenfalls tritt deutlich hervor, daß

in unserer Wassersäule die verschiedenen Arten der Färbung dieser Tiere in bestimmter Weise einander folgen. Man hat für die Fische Grenzen bei 150 und 500 m ziehen zu sollen geglaubt. Oberhalb von 150 m leben durchsichtige oder blau gefärbte Arten, unterhalb davon besonders silberfarbige und grau gefärbte aus den Familien der Sternoptychiden und Stomiatiden. Unter 500 m folgen dann schwarze oder dunkel gefärbte Fische, rot gefärbte Krebse und viele andere. Die Fischgattung *Cyclothone* (Fig. 77) ist hier besonders charakteristisch.

Unterhalb 400 oder 500 m tritt allmählich eine neue, die sogenannte bathypelagische Fauna auf, die unterhalb 800 m wohl ausgeprägt ist. Man findet die dunkelvioletten Medusen *Atolla* und *Periphylla* (Fig. 58), rote Nemertinen, von Crustaceen tiefrote oder schwarzbraune Amphipoden, Decapoden und Schizopoden, den hochroten, 1 cm langen Riesenostrakoden *Gigantocypris,* verschiedene Tintenfische, z. B. die mit Leuchtorganen besetzte *Calliteuthis,* dunkel gefärbte Pteropoden, von Fischen dunkle, mit Leuchtorganen versehene, zum Teil seltsam gestaltete Formen (Fig. 57), z. B. aus den Gattungen *Melanocetus* und besonders *Cyclothone* (Fig. 77). Diese letzte und größte Zone pelagischen Tierlebens ist jedoch auch nicht ganz gleichförmig bevölkert. Es hat sich zunächst an den Radiolarien (Tripyleen) als zweckmäßig erwiesen, noch eine Scheidelinie in etwa 1500 m Tiefe zu ziehen, andere Organismen schienen auf eine Grenze in 1000 m Tiefe hinzudeuten. Jedenfalls gibt es eine ganze Reihe Tierformen, bei denen man in den verschiedenen Tiefen unterhalb 500 m regelmäßig auch verschiedene Arten findet, so bei Fischen, Pyrosomen, Krebsen, Nermertinen und den oben genannten Medusen. Auch dabei heben sich wiederum Farbenunterschiede deutlich hervor. Die

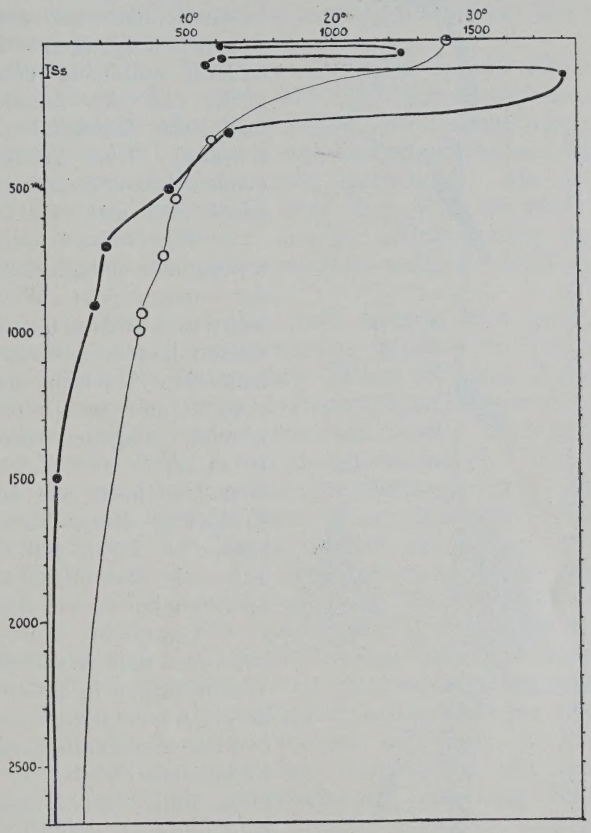


Fig. 76. Tiefenverteilung der Copepoden im Indischen Ozean während der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898/99. Die beiden wagerechten Zahlenreihen geben die Temperaturen (dünne Linie) und die Copepodenzahlen (dicke Linie), die senkrechte gibt die Tiefen in m an. *Ss* Sprungschicht. Nach Steuer.

Cyclothone-Arten zeigen in der oberen Zone helle, in der unteren dunkle Färbung. Die Krebse der Gattung *Acanthephyra* sind in den oberen Zonen durch heller rote mit orangefarbenen Eiern, in den tieferen durch dunkler rote Formen vertreten.

Wir kommen zu dem Ergebnis, daß alle Tiefen des Ozeans bevölkert sind, und daß diese Bevölkerung von Schicht zu Schicht sich regelmäßig ändert, selbst in Tiefen sich noch ändert, wo wir nur ganz langsame Veränderungen der Wasserbeschaffenheit nachweisen können, und die Lebensbedingungen der Wassermasse uns äußerst einförmig erscheinen. Bemerkt sei noch, daß sich unsere Kenntnisse über die pelagische Tiefseefauna auf kleinere Tiere beschränkt. Über größere Nektonten, die auch großen Netzen auszuweichen vermögen würden, wissen wir nicht viel.

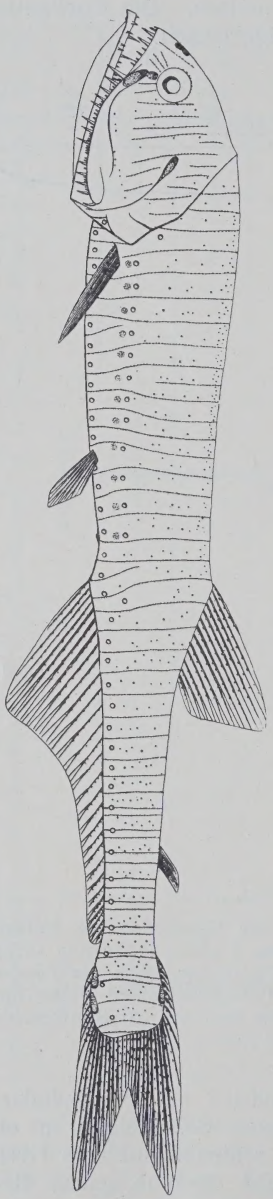


Fig. 77. *Cyclothone elongata*, Tiefseefisch mit Leuchtorganen. Nach Brauer.

Wir wissen jedoch noch, daß die Verteilung der pelagischen Organismen innerhalb der ozeanischen Wassersäule regelmäßigen Schwankungen unterliegt. Es hat sich nachweisen lassen, daß sich an der Oberfläche der tropischen Hochsee morgens die Bakterien in etwa 10mal so großer Zahl finden wie am Abend. Dagegen sind die Zahlenwerte in 10 m Tiefe des Abends beispielsweise etwa 50mal so hoch wie an der Oberfläche. Die Erklärung dieser Erscheinungen liegt wahrscheinlich darin, daß die glühende Sonne am Tage die Bakterien an der Oberfläche vernichtet oder ihre Vermehrung hemmt.

Pelagische Tiere führen, in Abhängigkeit von dem Wechsel von Tag und Nacht, Wanderungen in senkrechter Richtung aus, für deren Ausdehnung im Mittel ungefähr 30 bis 50 m angenommen werden, die aber bei großen Copepoden auf 100 m steigen können. Allerdings sind unsere Vorstellungen über das Ausmaß dieser Wanderungen, die Beteiligung der verschiedenen Organismengruppen daran und ihre Ursachen noch ziemlich unklare. Es handelt sich meist um aktive Ortsbewegungen, bei deren Auslösung verschiedene Reize zusammenwirken dürften. Auch Tiefseefische, für die Beleuchtungsunterschiede ja nicht in Frage kommen, scheinen solche Steig- und Sinkbewegungen auszuführen. Daß in den Tropen jahreszeitliche Vertikalverschiebungen stattfinden, ist wohl wenig wahrscheinlich. Dagegen sind bei manchen Tieren Wanderungen nachgewiesen worden, die mit der Entwicklung parallel gehen. Die oft erwähnte Siphonophore *Velella* erzeugt freiwerdende Medusen, welche in große Tiefen absinken und dort Eier hervorbringen. Die aus diesen

hervorgehenden Larven steigen vermöge spezifisch leichter Stoffe allmählich an die Oberfläche und verwandeln sich dort in die erwachsene Segelqualle. Bei anderen Tieren mit planktonischen Larven scheint die Wanderung in umgekehrter Richtung stattzufinden. Die Larven leben planktonisch in höheren Schichten, die erwachsenen Tiere am Boden oder in geringer Höhe über ihm. Bei einer Art der schon öfter erwähnten Fischgattung *Cyclothone* (Fig. 77), *C. microdon*, finden sich die kleinen Tiere von 20—30 mm Länge in 500 m Tiefe, die größeren stetig tiefer, die großen, etwa 50 mm langen in 1500 m Tiefe. Bei dem Krebs *Acanthephyra multispina* leben die Larven in oberen, mittelgroße Tiere in mittleren, ausgewachsene in tiefen Schichten.

Eine völlig neue Fauna tritt schließlich unmittelbar an der Basis unserer Wassersäule auf. Sie wurde schon oben (S. 122) beschrieben. Obwohl wir über die Dichtigkeit der Besiedelung des Tiefseebodens keinerlei bestimmte Kenntnis haben, geht aus den Fangergebnissen doch soviel mit Sicherheit hervor, daß die Fauna sehr spärlich ist. Als anschauliches Beispiel mag hier ein Fangbericht über einen Zug mit einem großen Grundnetz (Trawl) angeführt werden, den der „Michael Sars" im Jahre 1910 zwischen den Kanaren und den Azoren in mehr als 5000 m Tiefe ausführte:

„Dauer des Zuges $4^1/_2$ Stunden. Das Netz enthielt eine große Menge Schlick, aus dem folgendes herausgewaschen wurde: 30 Stücke Bimstein, eine *Argonauta*-Schale, ein Ohrknochen (Felsenbein) eines Wals, 2 Haifischzähne, 10 große Pteropodenschalen, 1 Fiederkoralle (*Umbellula*), 1 Hydroidpolyp (Sertulariide), 2 Holothurien (darunter *Elpidia spec.*) und neben einigen pelagischen 3 wahrscheinlich vom Boden stammende Fische".

Dies Verzeichnis ist in verschiedener Hinsicht charakteristisch. Es enthält mehr Reste von toten als lebende Tiere. Wenn man die Größe des Netzes und die lange Dauer des Zuges beachtet, wird man sich von der Armut der Fauna überzeugen. Die festen Körper, welche der Fang enthielt, zeigen, wie Ansiedelungsmöglichkeiten für festsitzende Tiere am Tiefseeboden geschaffen werden. Die Schalen der Pteropoden erinnern daran, wie die abgestorbenen Reste planktonischer Tiere unablässig zu Boden sinken, und eröffnen gemeinsam mit der heraufgeförderten Schlickmasse den Blick in die besonderen Ernährungsbedingungen der Tiefseebodentiere. Man wird sich vorstellen müssen, daß durch die beschriebene Wassersäule ein dauerndes, langsames Herabsinken von Detritus stattfindet, ein organischer Regen gewissermaßen unablässig fällt, beginnend an der Oberfläche, am stärksten genährt in den oberen 200 Metern der Wassersäule, in der Tiefe schließlich sich wie ein feiner Schnee auf dem Boden ablagernd. Diese fein verteilte Sinkmasse ist die Lösung des Rätsels, wie überhaupt eine Ernährung in den tiefen Wasserschichten des Ozeans möglich ist.

Es sei noch einmal darauf aufmerksam gemacht, daß das, was wir hier einigermaßen schematisch im Rahmen der begrenzenden Vorstellung einer einzigen, 4000 m hohen Wassersäule vorgetragen haben, diejenige Verteilungsweise der Organismen des Wassers ist, welche in unvergleichlich überwiegender Weise für die ungeheuere Hauptmasse des Wassers der Erde gilt. Die durchschnittliche Tiefe des Meeres wird auf 3800 m berechnet. Sieht man aber von den Randmeeren ab, so ergibt sich eine mittlere Tiefe von 4117 m. Das Gesamtgebiet der Ozeane beträgt 361 Mill. qkm. Die bis 200 m tiefen Küstengewässer nehmen davon 27,5 Mill. qkm ein. Das Gesamtvolumen des Weltmeeres beträgt rund

1370 Mill. cbkm, das des Süßwassers, wenn man den Kaspisee mit einschließt, höchstens $^1/_4$ Mill. cbkm. Die Gesamtmasse des Süßwassers beträgt also nur etwa $2\,^0/_{00}$ des Seewassers. Unser Verteilungsschema darf, gewisse Abänderungen in den kalten Gewässern mit hineingedacht, als der Typus für mehr als drei Viertel der gesamten Wasserfläche und für einen noch viel höheren Prozentsatz der Wassermasse der Erde gelten. Alle anderen Verteilungsweisen treten demgegenüber an räumlicher Ausdehnung und Bedeutung zurück.

β) Die horizontale Verteilung der Organismen.

Innerhalb der über alle Längen- und fast alle Breitengrade der Erde ausgedehnten Meere bestehen naturgemäß auch in horizontaler Richtung beträchtliche Unterschiede der Organismenverteilung. Dabei verhalten sich, wie schon erwähnt wurde, die Küstengewässer wesentlich anders als die Hochsee, und es soll, um das Bild einfacher zu gestalten, von ihnen zunächst abgesehen werden. Allerdings ist es nicht ganz leicht, diese und jene mit Sicherheit zu scheiden. Nachweisbare Küsteneinflüsse gibt es nahezu überall. Entweder zeigen sie die Lebensbedingungen oder die Lebewesen selbst, oder beide. Eine allgemeine Begriffsbestimmung für Hochsee und Küstengewässer gibt es nicht. Am ehesten kommt man noch zu einer sicheren Scheidung, wenn man sich an die Lebensgemeinschaften hält und fragt, ob eine wesentliche Beteiligung von Küstenformen an ihnen stattfindet oder nicht. Man wird dann beobachten, daß die Begrenzung der Hochsee im biologischen Sinne, soweit sie überhaupt möglich ist, keineswegs einfach durch eine Linie, die der Küste parallel geht, geschehen kann, sondern daß an einer Stelle der Hochseecharakter bis dicht an die Küste herangeht, im anderen Falle die Landeinflüsse sich weit hinaus erstrecken. Auch gilt nicht eine und dieselbe Grenze für Meeresoberfläche und Meeresboden.

Am anschaulichsten stellt sich die Verteilung der an die Oberfläche gebundenen Tiere und Pflanzen dar, die unmittelbar zur Beobachtung kommen, wenn man das offene Meer befährt. Allerdings ist gerade in bezug auf sie wissenschaftlich strenge Beobachtung nur sehr selten ausgeführt worden, und es ist bei ihnen besonders schwer, eine deutliche Abgrenzung der Hochsee vorzunehmen, aber das, was wir über einige wenige Organismen wissen, die jeder Seemann sieht und kennt, gestattet uns einen Einblick in die Bedingungen der Verteilung.

Seit langem sind die Grenzen des Vorkommens der fliegenden Fische bekannt. Sie leben im atlantischen Ozean etwa zwischen 35° nördl. und 20° südl. Br., im Sommer etwas nördlicher, im Winter südlicher. Es sind also ausgesprochene Warmwassertiere. Mit ihnen zugleich kommt eine ganze Reihe nektonischer, pleustonischer und planktonischer Tiere an der Oberfläche zur Beobachtung, z. B. von Fischen die Bonitos (*Thyunus pelamys*) Goldmakrelen, Igelfische, Bandfische, Menschenhaie, von Manteltieren Feuerwalzen und verschiedene Salpenarten, von Mollusken gewisse kleine Tintenfische (*Cranchia*), gewisse Pteropoden, die Heteropode *Carinaria*, die Schnecken *Janthina* und *Glaucus*, einige Würmer, von Siphonophoren besonders *Porpita*, *Velella* und *Physalia*, gewisse Medusen und koloniebildende Radiolarien. Wenn ein Schiff, von der Neufundlandbank kommend, den Floridastrom erreicht, gelangt es in wenigen Stunden aus einem Faunengebiet in ein anderes. An Stelle der Einförmigkeit tritt überraschende Mannigfaltigkeit, und eine Fülle von neuen Organismen taucht auf. Man hat das Reich der Seevögel und Wale, der Pteropoden

und kleinen Kruster verlassen und gelangt eben nun in das der fliegenden Fische. Die Oberflächentemperatur ist inzwischen auf kurzer Strecke schnell um 5 Grade gestiegen, ein Zeichen davon, was in der offenen See die zonale Organismenverteilung bedingt.

Während das Tier- und Pflanzenleben an der Meeresoberfläche am anschaulichsten die Regeln horizontaler Organismenverbreitung uns übermittelt, ist das Planktonleben der oberen Wasserschichten bei weitem am besten geeignet, in wissenschaftlich strenger Form uns die Verteilung und zum Teil ihre Ursachen erkennbar zu machen. Die Beobachtung oder der Fang einzelner Tiere und Pflanzen an der Oberfläche ist dem Zufall unterworfen; die Planktonuntersuchung ist jederzeit an jedem Orte ausführbar. Ja die neueren Untersucher haben mit ein paar Hundert Kubikzentimetern, die sie längs der Fahrtlinie von Ort zu Ort schöpften, die klarsten Ergebnisse hervorgebracht.

Die Beobachtungen an der Oberfläche hatten eine zonale Verteilung offenbart, es sei daher zunächst gefragt, wie es sich in dieser Beziehung beim Plankton verhält. Denken wir uns einen möglichst dem Lande sich fernhaltenden Längsschnitt durch den atlantischen Ozean gelegt. Wir werden dann in bezug auf die Zusammensetzung des Planktons eine gewisse Regelmäßigkeit in der zonalen Verteilung bemerken. An den beiden polaren Enden des Schnittes ist die Planktonmenge ganz unverhältnismäßig größer als in der Mitte. Das Kaltwasserplankton ist um vieles reicher als das Warmwasserplankton. Dieser Unterschied fällt besonders an dem gröberen Netzplankton auf, an dem die Tropen sehr arm sind, aber auch das feinere Zentrifugenplankton zeigt ihn deutlich (Fig. 78). Untersucht man die Zusammensetzung des Planktons, so findet man in bezug auf die Artenzahl gewissermaßen das Umgekehrte: Die warmen Gewässer sind viel artenreicher als die kalten. Und daraus ergibt sich dann schon rein logisch, daß in den kalten Gewässern einzelne Arten zu massenhafter Entwicklung kommen müssen, wie es auch tatsächlich der Fall ist. Manche Diatomeen z. B. sowie gewisse Copepoden treten, wie schon erwähnt, in den Polargebieten in ungeheuerer, eine Verfärbung des Meeres bewirkender Fülle auf.

Sehr klar ausgeprägt ist die Mengenverteilung der verschiedenen am Plankton beteiligten Pflanzengruppen. Die beiden kalten Gebiete sind durch ein gewaltiges Überwiegen der Diatomeen gekennzeichnet. Man spricht in bezug auf arktische und antarktische Gewässer mit gutem Recht von einem Diatomeenplankton, weil alles andere gegen die Kieselalgen zurücktritt. Im Norden kommen noch die Peridineen, in beiden Kaltwassergebieten wohl zeitweise die Cryptomonadinen zu beträchtlicher Entwicklung. Das Plankton der wärmeren Gewässer wird im Gegensatz dazu von Coccolithophoriden und Peridineen beherrscht. Die Zahl der Arten steigt in diesen beiden Gruppen von den Polen her nach den Tropen deutlich an. Die Individuenzahlen scheinen in den wärmsten Teilen des Ozeans am geringsten zu sein, zum wenigsten bei den Coccolithophoriden, aber wohl auch bei den Peridineen. Diese wärmsten Gebiete sind, wenn nicht allgemein, so doch auf einem Teil der Strecke, durch die Schizophyceen der Gattung *Trichodesmium* beherrscht. Insbesondere bei prozentualer Darstellung tritt die Herrschaft dieser Algen höchst auffallend hervor, während jene beiden anderen Gruppen gleichsam vor dieser mit Eintönigkeit verbundenen Massenentwicklung zurückzuweichen scheinen.

Dies ist in großen Zügen die Art der Verteilung des ozeanischen Pflanzenplanktons längs eines Meridians, der diejenige der Tiere im wesent-

lichen ähnlich zu sein scheint. Sie aus den wechselnden Bedingungen, welche das Medium bietet, zu erklären, ist bis zu einem gewissen Grade möglich. Die Wärme ist augenscheinlich der beherrschende Faktor. Wie weit sie unmittelbar wirkt, wieweit mittelbar, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Allerdings können wir zuweilen nicht recht unterscheiden, ob die Unter-

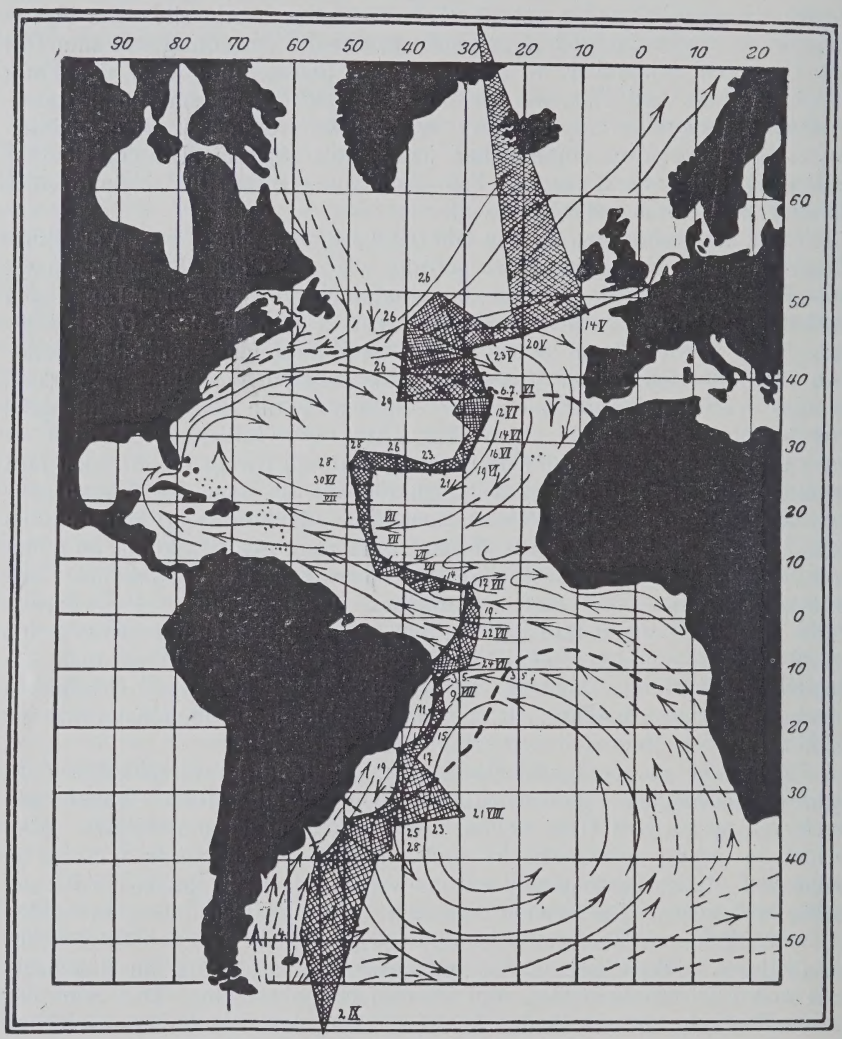


Fig. 78. Dichte der Planktonbevölkerung längs der Fahrtlinie der „Deutschland“ 1911. Auf der Fahrtlinie sind an den Fangstätten Ordinaten entsprechend der Anzahl der Planktonten errichtet. Der Zwischenraum zwischen der Fahrtlinie und den Verbindungen der Ordinatenendpunkte ist schraffiert. Zwei gestrichelte Linien bezeichnen die Grenzen zwischen Kalt- und Warmwasser. Nach Lohmann.

schiede der Sonnenstrahlungsintensität mehr als Wärme oder als Licht wirksam sind. Die Diatomeen bedürfen für ihr Gedeihen geringerer Wärme als alle die anderen Gruppen des Phytoplanktons. Daher beherrschen sie die kalten Gewässer. Erst in niederen Breiten vermögen

die Peridineen mit ihnen in Wettbewerb zu treten und sich dann reicher als sie zu entwickeln. *Trichodesmium* gedeiht unter der heißesten Tropensonne in den obersten Schichten. Es ist wieder zunächst die Wärme- und Lichtfülle, was hier den Ausschlag gibt. Die Herabminderung der übrigen Planktonalgen in den gleichen Gebieten wird wahrscheinlich zum Teil im Wettbewerb mit *Trichodesmium* begründet sein, einem Wettbewerb um die Sonnenstrahlen, denn die Fadenbüschel der Trichodesmien treten in solchen Mengen auf, daß sie oft das Wasser verfärben und so zweifellos viel vom Sonnenlicht wegfangen.

Die hier beschriebene Abhängigkeit von der Wärme läßt sich in ihrer Gültigkeit im großen und ganzen überall beobachten. Eine feinere, engere Abhängigkeit etwa von dem Verlauf der Isothermen ist wahrscheinlich vielfach vorhanden, jedoch im allgemeinen nicht nachgewiesen. Es scheint, daß bisher die schon erwähnte bionomische Bedingtheit der Organismenverteilung die Wirkungen der feineren Temperaturunterschiede verdeckt. Nur in einem einzigen schon flüchtig erwähnten Falle konnte auf der „Deutschland"-Fahrt 1911 etwas derartiges nachgewiesen werden. Die Coccolithophoride *Calyptrosphaera oblonga* zeigte (Fig. 79) auf

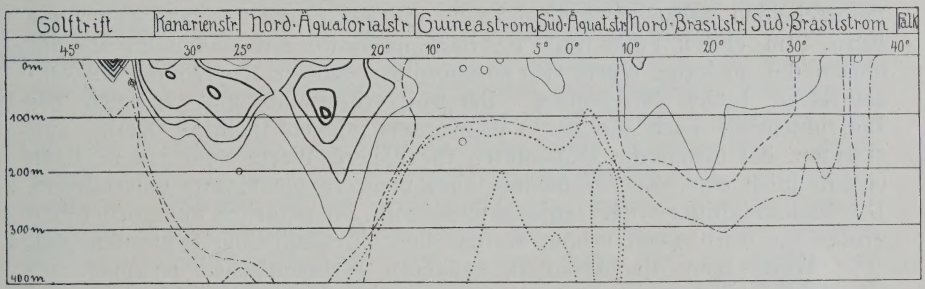


Fig. 79. Dichteverteilung von *Calyptrosphaera oblonga* auf dem Fahrtschnitt der „Deutschland" (1911) vom Kanal zur Laplatamündung (ausgezogene Linien), nebst der Isotherme für 15° (Strich-Punkt-Linie), der Isohaline für 36 ‰ (gestrichelt) und den Linien gleichen Sauertoffgehalts für 3 und 2,5 ccm im L. (punktiert). Übertiefung 8400fach. Nach Lohmann, verändert.

der Strecke vom Kanal bis zur La-Plata-Mündung zwei Hauptgedeihgebiete, eins im Norden zwischen 40° und 10° nördl. Br., eins im Süden zwischen 10° und 35° südl. Br. Um den Äquator selbst kam sie nur spärlich vor. Da nun zugleich die Tiefenverbreitung der Art und die physikalischen Verhältnisse gut bekannt waren, so ließ sich nachweisen, daß die Isotherme von 15° sowohl in horizontaler wie vertikaler Richtung die ganze Bevölkerung dieser Art umschloß. In den beiden genannten Gebieten der Hauptentwicklung sinkt diese Isotherme unter 200 m herab, in dem Zwischengebiet liegt sie meist kaum tiefer als 100 m. Es finden sich auch deutliche Zusammenhänge der „Isoplankten" dieser Art mit kleineren Isothermenschwankungen. Zugleich scheinen Salzgehalt und Sauerstoffgehalt bei der Gestaltung der *Calyptrosphaera*-Verbreitung mitzuwirken. Sowohl im Norden wie im Süden umfaßt die Isohaline von 36 ‰ Salzgehalt im Liter fast vollständig die Volksmassen. Im Mittelgebiet, wo der Salzgehalt geringer ist, und zugleich die Sauerstoffkurve für 3 ccm im Liter sich zusammen mit der Temperaturkurve bis gegen 100 m emporschiebt, zeigt die Art nur noch spärliches Vorkommen und erscheint fast nur noch oberhalb von 100 m Tiefe.

Was nun die Besiedelungsunterschiede „im kleinen“ betrifft, d. h. Schwankungen, wie sie uns entgegentreten würden, wenn wir etwa unseren Längsschnit durch den Ozean jeweils von 500 zu 500 km untersuchen würden, so lassen sich deren örtliche Ursachen ebenfalls einigermaßen erkennen, zumal wenn man die ganze Wasserschicht von 0—200 (oder auch 400) m berücksichtigt, wie es besonders auf Grund der Ergebnisse der „Deutschland“-Fahrt jetzt möglich ist.

Ich habe schon oben eine „Volksmasse“ von *Coccolithophora fragilis* beschrieben. Das Bestehen solcher Volksmassen ist vielleicht die Haupteigentümlichkeit der Verteilung des ozeanischen Planktons im kleinen. Um sie zur Anschauung zu bringen, zeichnet man „Isoplankten“, d. h. Linien gleicher Planktondichte, die in ganz ähnlicher Weise wie Isothermen, Isohalinen usw. entstehen. Bisher sind sie noch nicht für horizontale Flächen, nur für vertikale möglich, wie sie unterhalb einer Fahrtlinie senkrecht zur Wasseroberfläche gedacht werden können. Sie bringen die Verteilung der Organismen im Vertikalschnitt zur Darstellung. Naturgemäß ergeben sich klare Verteilungsbilder nur für die Individuen einzelner Arten, weniger klare für Gattungen usw.

Man kann nun inbetreff der Ausbildungsweisen der Planktonvölker unterscheiden zwischen Volksmassen mit Kern und Volksmassen ohne Kern. Im ersten Falle (Fig. 70) liegt irgendwo ein Maximum, um das herum die niederen Werte sich so anordnen, daß die Isoplankten als konzentrische Linien erscheinen. Bei weitverbreiteten und zugleich der Individuenzahl nach dichten Volksmassen pflegen mehrere Kerne aufzutreten, bei denen die Isoplankten für höhere Werte zwar jedem Kern eigentümlich sind, die für niedere aber mehrere gemeinsam umschließen. Die Mannigfaltigkeit der Isoplanktenschnitte ist natürlich außerordentlich groß. Sie wird noch erhöht durch die jahreszeitlichen Schwankungen.

Wenn man die Arten in größeren systematischen Gruppen zusammenfaßt und für diese Isoplankten zeichnet, so pflegt sich die Kernbildung mehr oder weniger zu verwischen. Stellenweise, und zwar ist das besonders in den kühleren und kalten Gewässern der Fall, bleibt sie aber erkennbar. Augenscheinlich heben sich in solchen Gesamtkurvenbildern, wie man sie z. B. für Diatomeen, Coccolithophoriden, Peridineen, auch für alle Protophyten oder Protozoen zusammen zeichnen kann, die Gebiete verschiedener Mediumsbedingungen, die auf viele oder alle Planktonten gemeinsam ähnlich wirken, deutlicher hervor, als die spezifischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Organismen.

Stellt man sich auf Grund dieser Feststellungen vor, welches Bild die Planktonbevölkerung des Ozeans dem Auge darbieten würde, wenn man auf dem Tiefseeboden stände und das Wasser durchsichtig wie die Luft wäre, so wird man an das Bild des bewölbten Himmels erinnert werden. Man würde vor Planktonwolken nirgends den Himmel sehen, doch wäre die Wolkendecke auch keineswegs eine gleichmäßige. Dichtere und dünnere Stellen würden überall abwechseln, auch würden die Wolken hier tiefer, dort weniger tief herabhängen, wenn schon im Verhältnis zu der Höhe der Schicht über dem Boden nur in geringem Maße. Besonders dunkle Wolken würden über den Gründen der kalten Meere lasten. Anordnungen und bestimmte Richtung größerer Wolkenmassen, als wären sie vom Winde getrieben, dürften entsprechend den Meeresströmungen vorkommen. Man muß jedoch bei diesem Bilde nicht vergessen, daß es dem so wandelbaren Wolkenhimmel gegenüber von außerordentlicher Starrheit sein würde, und daß die lebenden Wolken der

Hydrosphäre nicht wie die hydrischen Wolken der Atmosphäre aus lauter gleichartigen, sondern aus vielen verschiedenartigen, miteinander gemischten kleinsten Bestandteilen zusammengesetzt wären.

Die Hauptfrage bei der Betrachtung der Volksmassen und der Bevölkerung der oberen Schichten des Ozeans insgesamt wird für uns wieder die sein: Wie ist diese Verteilung der Organismen aus den Bedingungen des Mediums zu erklären? Was die allergrößten Grundzüge betrifft, wie z. B. die Verdichtung der „Wolken“ nach den kalten Gebieten zu, davon war schon die Rede. Hier handelt es sich um die Unterschiede innerhalb engerer Grenzen. Die Erklärung ist uns da, wenige Sonderfälle ausgenommen, nur selten in befriedigender Weise möglich.

Augenscheinlich spielen die Strömungen eine wesentliche Rolle, wie schon oben (S. 139) an einem besonders guten Beispiel erörtert wurde. Das Zusammenfallen von Volksmassen oder Volkskernen sowohl einzelner Arten wie größerer Gruppen mit bestimmten Stromgebieten tritt auf den Fahrtschnitten der „Deutschland“ besonders im Nordäquatorial-, Guinea-, Südäquatorial- und Falklandstrom oft deutlich zutage. Der Einfluß der Strömungen auf die Gestaltung der Volksmassen dürfte ein doppelter sein. Einerseits wird mit der Strömung eine geschlossene Wassermasse und mit ihr eine geschlossene Planktonmasse durch den Ozean geführt. Es kommt darin gewissermaßen nur die Schicksalsgemeinschaft zwischen Wasser und Plankton zum Ausdruck. Andererseits aber wirken die Strömungen dadurch auf die Planktonbevölkerungen ein, daß sie Wasserarten verschiedener Temperatur, verschiedener Dichte, verschiedenen Salzgehaltes, verschiedenen Nährstoffgehaltes unmittelbar aneinander führen. Es hat sich nämlich oft gezeigt, daß Strömungsgrenzen, an denen solche Unterschiede nicht bestehen, keine Grenzen für die Planktonbevölkerung sind. Andererseits tritt an Stellen, wo zwei Strömungen mit sehr verschiedenem Wasser aufeinander treffen, oft ein sehr starker und plötzlicher Unterschied in der Planktonbevölkerung zutage. So zeigte sich z. B. auf der Planktonexpedition beim schon früher erwähnten Übergang vom Labradorstrom in den Golfstrom ein scharfer Unterschied in vielen Tier- und Pflanzengruppen des Planktons, in den Fängen der „Deutschland“ ein ähnlicher in der Nähe der La-Plata-Mündung, wo die Stromfäden des warmen Brasil- und des kalten Falklandstromes durcheinander laufen. Die Deutsche Tiefsee-Expedition beobachtete wiederholt an der Grenze des warmen Guineastroms und des dort kühlen Südäquatorialstroms scharfe Unterschiede, die u. a. darin regelmäßig zum Ausdruck kamen, daß von der Peridinee *Ceratium tripos* (Fig. 80) im warmen Strom dickhörnige, im kühlen dünnhörnige Formen auftraten.

Ohne Zweifel sind ferner für die örtlichen Unterschiede des Planktons die Ernährungsbedingungen von größter Bedeutung. Es fragt sich, welche Arten und Mengen von Nährstoffen für die Pflanzen an den verschiedenen Orten vorhanden sind. Allgemein ist die Hochsee verhältnismäßig arm daran; es ist einer der wesentlichsten Unterschiede zwischen ihr und den Küstengewässern, daß diese vom Lande her unablässig einer reichlichen Zufuhr von gelösten Nährstoffen genießen. Auch die Hochsee dürfte in bezug auf die Ernährung hauptsächlich vom Lande abhängig sein. Darauf beruht es zum Teil, daß zwischen ihr und den Küstengewässern keine scharfe Grenze gezogen werden kann. Strömungen, welche vom Lande her in die Hochsee hinausführen, sind im allgemeinen

reicher an Nährstoffen als solche, welche lange den offenen Ozean durchzogen haben.

Es kommt aber ein Zweites hinzu. Augenscheinlich gibt es an manchen Stellen aufsteigende Tiefenströme. Da nun das Tiefenwasser, infolge des Zerfalles vieler abgestorbener und abgesunkener Organismen, reicher an Nährsalzen sein muß als das von Pflanzen ausgenutzte Oberflächenwasser, so ist das Auftriebwasser ohne Zweifel ein sehr günstiger Nährboden für viele Pflanzen. Man hat z. B. den außerordentlichen Planktonreichtum, welchen die Planktonexpedition unter etwa 60° nördl. Br. und 30° westl. L. in der Irminger See feststellte, auf solches aufsteigende Grundwasser zurückführen zu sollen geglaubt. Vielleicht beruht auf demselben Umstande die oft beobachtete Erscheinung, daß

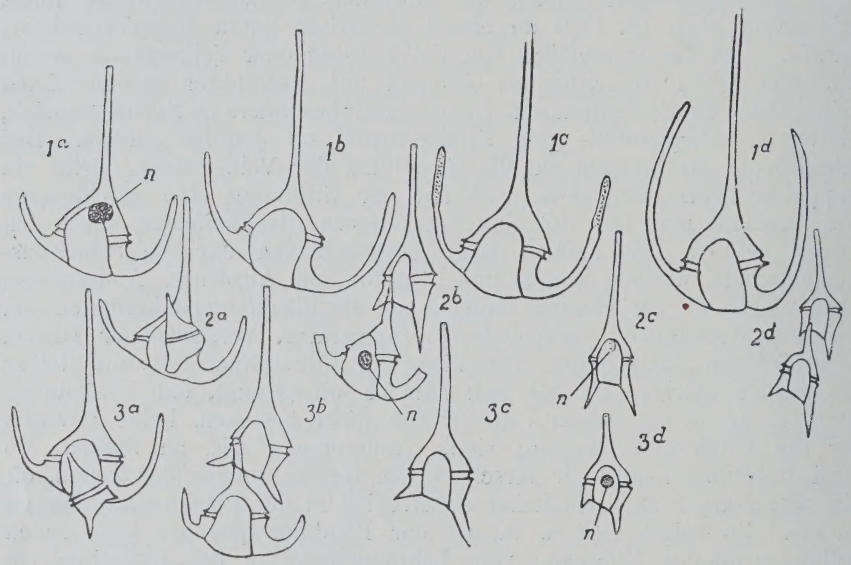


Fig. 80. Polymorphismus von *Ceratium tripos balticum*. Nach Lohmann und Apstein. *1a* typische Form; *1b—1d* Temporalvariation mit langen Hinterhörnern (*f. pendula*); *2a—d* Bildung der *f. lineata*, *2a* durch Knospung (Apstein), *2b* durch Teilung der von *1a* durch Teilung gebildeten *f. truncata*; *3a—d* Bildung der *f. lata*, *3a* durch Knospung (Apstein), *3b* durch Teilung direkt von *1a*. — *n* Kern, um die verschiedene Größe bei *f. typica* und *pendula* (*1a*), *truncata* (*2b*), *lineata* (*2c*) und *lata* (*3d*) zu zeigen. — Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat gezeichnet.

im Grenzgebiet zweier schnell fließender Ströme, die in entgegengesetzter Richtung nebeneinander hinziehen, Planktonreichtum aufzutreten pflegt. Es müssen ja dort fortwährend von den Strömungen Wasserteile weggerissen werden, die wohl nur durch Aufsteigen von unten ersetzt werden können. Umgekehrt wird stellenweise Planktonarmut vielleicht auf absteigende Vertikalströmungen zurückzuführen sein. Alles deutet darauf hin, daß die Frage der Nährstoffverteilung und -bewegung eine der wichtigsten für das Verständnis des Lebens im Ozean ist.

Aus den vorstehenden Betrachtungen insgesamt ergibt sich also, daß die horizontale Verteilung der Tiere und Pflanzen in den oberen Wasserschichten des Meeres hauptsächlich von der Wärme, den Strömungen und dem Nahrungsgehalt des Wassers abhängig ist. Sie ist aber

nicht allein durch äußere Umstände bedingt, sondern zugleich in hohem Grade bionomisch, d. h. abhängig von inneren, in der Natur der Planktonvölker selbst gelegenen Bedingungen, über die wir noch so gut wie nichts wissen.

Nachdem wir versucht haben, die Organismenverteilung an der Meeresoberfläche selbst und in den oberen 200 Metern Wasser aus den Bedingungen zu erklären, welche das Medium bietet, würden wir stufenweise weiter in die Tiefe fortzuschreiten haben. Doch fehlen uns hier allzusehr die Kenntnisse. Nur eine dritte Schicht des ozeanischen Lebens kennen wir für diesen Zweck noch einigermaßen genügend, nämlich das Leben auf dem Tiefseeboden. Allerdings bleiben unsere Erfahrungen da weit hinter dem bisher Besprochenen zurück.

Wir werden uns eine endlose abyssale Ebene vorzustellen haben, da die Erhebungen auf dem Ozeanboden im Verhältnis zu ihrer horizontalen Ausdehnung meist minimal sind. Selbst Tiefenunterschiede von Tausenden von Metern würden im allgemeinen dem Auge unmerklich werden. Die Ebene ist mit Schlick bedeckt und sehr spärlich mit Tieren, kriechenden, festsitzenden und dicht über dem Boden schwimmenden, besiedelt. Die Lebensbedingungen sind auf gewaltige, echt ozeanische Entfernungen vollkommen gleichmäßig. Sogar die zonalen Unterschiede, die in den obersten Wasserschichten eine so große Rolle spielen, sind fast ausgelöscht.

Man müßte diesen Verhältnissen entsprechend eine grenzenlose Einförmigkeit der Besiedelung erwarten. Doch entsprechen dem nicht ganz die tatsächlichen Befunde. In der Tat ist z. B. die Tiefseefischgattung *Macrurus* (Fig. 64) in allen drei Ozeanen überall wieder gefunden worden. Aber was die einzelnen Arten der Gattung betrifft, so scheint ihre Verbreitung in hohem Grade örtlich beschränkt zu sein. Nur eine Art, *M. parallelus*, hat sich als dem atlantischen, indischen und pazifischen Ozean gemeinsam erwiesen, ein paar andere zeigen eine sehr weite Verbreitung, aber beispielsweise wurde von den 19 Arten, die in der Umgebung der Sandwichinseln festgestellt worden sind, nicht eine einzige anderwärts wieder gefunden. Und dies alles, trotzdem man mit guten Gründen annehmen muß, daß die Fische sehr ausgedehnter Wanderungen fähig sind. Ähnliches deuten andere Tiergruppen an. Woran das liegt, vermögen wir nicht mit irgendwelcher Sicherheit zu sagen. Und damit ist unsere Kenntnis über die allgemeinen Verbreitungsverhältnisse der Tiefseefauna im wesentlichen erschöpft. Auf einen Teil der Tiefsee, den Kontinentalabhang, der wesentlich andersartige Lebensbedingungen bietet, wird im Zusammenhang mit der Besprechung der Küstengewässer zurückzukommen sein.

b) Küsteneinflüsse und Flachsee.

Daß die Küste und das Land für das Leben im Ozean überall eine gewisse Bedeutung haben, wurde schon mehrfach angedeutet. Diese Bedeutung steigert sich naturgemäß mit der Annäherung an das Land. Die Küstengewässer stehen am stärksten unter Landeinfluß. Was auf hoher See noch allenfalls auf die eine oder andere Weise nachweisbar ist, wird an den Rändern der Ozeane zur allbeherrschenden Macht. Wie diese Macht in bezug auf die Verteilung der Organismen sich äußert, soll im folgenden untersucht, zunächst aber soll noch einmal zusammengefaßt werden, welches die besonderen Lebensbedingungen in der Küstennähe sind.

Es liegt nahe, vor allem daran zu denken, daß das Leben hier sozusagen wieder Boden unter den Füßen hat. Die Substratdarbietung ist in der Küstennähe einer der wesentlichsten Faktoren des Lebens. Nicht nur die Bodenorganismen bedürfen seiner, auch viele Planktonten und Nektonten können nur leben, wo fester Grund wenigstens in der Nähe ist. Aber auch der Tiefseeboden bietet den Lebewesen ein Substrat, und doch ist das Leben auf ihm äußerst arm. So kann es also nicht die feste Unterlage in erster Linie sein, was hier den Reichtum hervorruft. Für die Pflanzen z. B. ist das Substrat völlig wertlos, wenn das Licht fehlt. Wir müssen so ein zweites hinzunehmen: Die Flachwasserbedingungen, d. h. diejenigen Eigenschaften oder diejenigen Besonderheiten in den Eigenschaften des Mediums, welche dadurch hervorgerufen werden, daß das Wasser geringe Tiefe hat.

In der Flachsee dringt das Licht bis auf den Boden, so ist dort Pflanzenleben noch möglich und vielerlei Tierleben, das des Lichtes nicht entbehren kann. Auch die Wärme durchdringt das Wasser leicht, wie andererseits Abkühlung sich schneller geltend macht als im offenen Ozean. So ist die Temperatur wechselnd. Wechselvoller als im offenen Meer pflegt auch von Ort zu Ort und von Zeit zu Zeit der Salzgehalt zu sein. Denn das Süßwasser kehrt immerfort durch die Flachsee hindurch in den Ozean zurück. Im allgemeinen sind daher auch die durchschnittlichen Salzgehalte hier herabgesetzt. Der Druck des Wassers ist gering, aber die Bewegung stark. Die Kraft der Wellen und der Tidenströmungen schafft, wie schon früher dargestellt wurde, vielerlei Besonderheiten. Und die Gezeiten bringen noch eine weitere wesentliche Eigentümlichkeit hervor: Sie schaffen die Schorre, die Zone zwischen Hochwasser- und Niedrigwassergrenze, in der eine ganz neue Bedingung des Lebens, die sonst dem Ozean grundfremd ist, hinzukommt, die Austrockenbarkeit.

Alle diese Umstände wirken zusammen, teils das Leben fördernd, teils es beschränkend, in jedem Fall es sehr mannigfaltig machend. Immerhin geben sie noch nicht eigentlich die Erklärung für den ungewöhnlichen Reichtum an aller Art Lebewesen, welcher die flachen Küstengewässer auszeichnet. Dessen Erklärung muß wesentlich in den besonders günstigen Ernährungsbedingungen gesucht werden.

Ein großer Teil von Tieren des Flachwassergebietes lebt von anderen Tieren und von Pflanzen, welche dort beheimatet sind. Um die kann es sich also hier erst in zweiter Linie handeln. Es kommen zunächst vielmehr die Ernährungsbedingungen für die Pflanzen und für diejenigen Tiere in Betracht, welche keine lebenden Wesen, sondern, wie schon früher erörtert wurde, Detritus fressen. Auch das Meer selbst erzeugt viel Detritus. In der Hauptsache aber trägt ihm das einströmende Süßwasser ursprünglich die Nährstoffe zu. Nicht nur für die Tiere die geformten, sondern auch für die Pflanzen die ungeformten.

Die Unterläufe großer Ströme pflegen trübe zu sein, von dem massenhaften Detritus, welcher sie erfüllt. Wenn sich an den Nordseeküsten Watten bilden, wenn große Ströme ausgedehnte Deltas aufbauen, wenn der Nil das Land mit seinen übertretenden Fluten düngt, so zeigt sich darin die Fülle des Detritus und zugleich sein Reichtum an Nährstoffen. Unsichtbar treten zugleich gelöste Stoffe, die Abbauprodukte des Lebens im Binnenlande, und die Stoffe, welche das Wasser aus dem Boden herausgelaugt hat, in die See hinaus. So werden die Küstengewässer mit Nitraten, Nitriten, Ammoniak usw. reichlich gedüngt. Alle diese Nährstoffe stehen den Pflanzen des küstennahen Flachwassers zur Verfügung.

Bei deren Verwertung kommt es nun noch auf ihre Ausbreitung an, von der die Ausbreitung der spezifischen Küstengemeinschaften abhängt. Die Mündung eines großen Stromes ins Meer macht sich oft weithin kenntlich. So läßt sich der Einfluß des Amazonenstroms noch 450 km weit draußen im atlantischen Ozean nachweisen. Andererseits breiten die Küstenströmungen die zugeführten Stoffe längs der Küste aus. Das hängt aber sehr vom Verlauf dieser Strömungen ab. So findet sich an der Westseite Afrikas Küstenplankton unter Umständen noch weit draußen an der Außenseite des Benguelastroms, während an der ostafrikanischen Küste stellenweise Winde und Strömung das Hochseeplankton bis in unmittelbare Landnähe führen. Demnach ist im offenen Wasser die Grenze, sofern man von einer solchen überhaupt sprechen kann, sehr verschieden gelegen. Auf dem Grunde kommt die Detritusablagerung grenzbestimmend in Betracht. Von großer Bedeutung für die Verteilung der Organismen ist die sogenannte Mudlinie, d. h. diejenige Tiefenlinie, bis zu der die Wirkung der Wellenbewegung im Höchstfalle hinabreicht. Erst unterhalb dieser Linie lagert sich der Detritus dauernd ungestört ab, was eine reiche Lebensentwicklung zur Folge hat. Die Mudlinie liegt in etwa 200 m Tiefe. Wie weit hinaus von da ab die Ablagerung terrigener (vom Lande stammender) Stoffe noch stattfindet, hängt von den jeweiligen Umständen ab. Da aber die Tiefe außerhalb der 200 m-Linie meist bald sehr schnell abnimmt, so folgt, daß diese Ablagerungen auch den Tiefseeboden erreichen können. Und besonders ist es der Kontinentalabhang, der verhältnismäßig sehr steile Abfall vom Schelf zum Tiefseeboden, auf dem der Detritus sich massenhaft ablagert und, wie wir sehen werden, infolgedessen noch ein recht reiches Leben gedeiht. Wesentliche Küsteneinflüsse können also weit in die Hochsee hinaus und bis hinab auf den Boden der Tiefsee zur Geltung kommen.

Die besonderen Planktongemeinschaften, welche in der Küstennähe und der Flachsee entstehen, haben wir oben unter dem Namen neritisches Plankton beschrieben und aus ihren Lebensbedingungen zu verstehen gesucht (S. 127). Die Verbreitung dieses Planktons untersteht naturgemäß wesentlich anderen Bedingungen, als die des Planktons der Hochsee. Die große Bedeutung, welche beim ozeanischen Plankton die Temperatur hat, läßt sich hier ebenso wie ein Einfluß von Salzgehaltsunterschieden nur undeutlich erkennen. Die Organismen sind augenscheinlich in der Hauptsache eurytherm und euryhalin. Aus diesem Umstande versteht sich eine erstaunlich weite Verbreitung mancher neritischer Pflanzen, z. B. Diatomeen. Eine der gewöhnlichsten Nordseearten, *Biddulphia mobiliensis,* geht durch den ganzen Atlantischen und Indischen bis in den Stillen Ozean. Und so scheinen viele neritische Diatomeen fast an allen Küsten der Erdoberfläche vorzukommen. Der beherrschende Faktor in den Lebensbedingungen ist für diese Küstenalgen augenscheinlich die besondere Gunst der Ernährungsbedingungen.

Ein Unterschied nach der geographischen Breite tritt aber in bezug auf die Dichtigkeit des neritischen Planktons hervor, das in kühlen und kalten Gewässern zur Massenentfaltung neigt, in den Tropen, ganz wie das ozeanische, meist arm ist. Maßgebend dafür ist nicht sowohl die Temperatur unmittelbar, als die verschiedenen Ernährungsbedingungen, die allerdings in letzter Linie — wohl durch die Vermittelung der denitrifizierenden Bakterien — auf die Temperaturverhältnisse zurückgehen (s. unten S. 171). Andere örtliche und auch zonale Unterschiede werden durch die für die Gemeinschaft so wichtige Beteiligung von Larven der

Bodentiere bedingt. Je nach der Breite, der Temperatur, den Salzgehalts- und Substratverhältnissen ist die Bodenfauna und damit die Larvenfauna ganz verschieden.

Das Auftreten der Larven ist auch zeitlich sehr wechselnd. Aber was hier wesentlicher ist, in seiner räumlichen Ausbreitung zeigt das neritische Plankton zeitlich sehr beträchtliche Unterschiede. Wo Winde und Strömungen wechseln, wechselt auch die Planktonverteilung. Besonders eigentümliche Beispiele bietet in dieser Beziehung der Indische Ozean dar. Die alljährlich zweimalige Umkehr der Monsune bedingt eine alljährlich zweimalige Umgestaltung der Lage der Grenzen zwischen neritischem und ozeanischem Plankton. Aus diesem Hin- und Hergetriebenwerden, dem wiederholten Hinausgetragenwerden aus dem Ursprungsgebiet in die Weiten des offenen Ozeans, wo es früher oder später dem Untergange geweiht ist, wird es auch verständlich, daß alle Inselküsten typisches neritisches Plankton aufweisen.

Die Tiefenverbreitung dieses Planktons zeigt zum Teil eigentümliche Verhältnisse. In vielen Fällen wird infolge der wechselvollen Wasserbewegungen der Gezeitenströme eine vollkommene Durchmischung der Wasserschichten und des Planktons erreicht. In anderen Fällen findet, zumal infolge der verschiedenen Schwere des Wassers nahe der Einströmungsstätten von Süßwasser, eine deutliche Schichtung statt. An der Petschoramündung wurde von der „Willem Barents"-Expedition beobachtet, daß an der Oberfläche das Flußwasser sich ausbreitete, während in 3—5 m Tiefe Ctenophoren, Appendicularien, Pteropoden im marinen Küstenwasser schwammen. In der Ostsee fließt das schwerere Nordseewasser durch das Kattegat am Grunde herein, während das stark ausgesüßte eigene Wasser der Ostsee oberflächlich ausströmt. Das hat naturgemäß eine entsprechende Planktonschichtung zur Folge.

Den örtlichen Besonderheiten bestimmter Teile der Küstengewässer entsprechend finden sich hier auch besondere Formen neritischen Planktons. So im eigentlichen Brackwasser, in Flußmündungen, in Buchten und Häfen. Beispielsweise tritt das oben (S. 90) beschriebene *Coscinodiscus-Eurytemora*-Plankton längs der Küsten der Nordsee an allen geeigneten Orten, z. B. in den Mündungen der Elbe, der Weser, des Rheins sowie in der Ostsee, immer wieder auf, und ein sozusagen physiognomisch verwandtes Plankton, aus Diatomeen vom „Trommeltypus" und Copepoden bestehend, findet sich z. B. auch in der Mündung des Amazonenstroms.

Ein sehr wichtiger Bestandteil der Küsten- und Flachseebevölkerung und ein viel auffallenderer als das neritische Plankton sind die freischwimmenden Tiere, Nektonten und — wenn man die Seevögel so bezeichnen will — Pleustonten. Die große Mehrzahl der Seesäuger und Seevögel gehört den Küstengewässern an. Selbst bei den Walen ist es zweifelhaft, ob man berechtigt ist, sie als Hochseetiere zu bezeichnen. In der Tat, sowohl nach ihren gewöhnlichen Aufenthaltsorten, wie nach ihren Nahrungsquellen sind die meisten vorwiegend an die Küstennähe gebunden. Hier tritt nun, wie oben (S. 140) schon für die Wale gezeigt wurde, eine zonale Verbreitung wieder mit Deutlichkeit hervor. Nur darf bezweifelt werden, ob sie auf einem unmittelbaren Einfluß der Temperatur hauptsächlich oder auch nur zu einem wesentlichen Teil beruht. Die günstigen Ernährungsbedingungen in den kalten und kühlen Gewässern werden die wichtigste Ursache ihres Reichtums an Wirbeltieren sein. Die Tropen sind im allgemeinen entschieden arm an Seevögeln und Säugern des Meeres.

Bei den Fischen, die die Hauptmasse des Nektons darstellen, finden wir im Grunde dieselben Verhältnisse wieder, denn in der Tat, auch hier sind die Warmwasserküsten arm gegenüber denen des Nordens und Südens. Auch auf der südlichen Halbkugel gibt es z. B. an den Küsten Patagoniens und Südwestafrikas einen großen Fischreichtum, nur ist er weniger als im Norden fischereilich ausgenutzt und darum weniger bekannt. Allerdings finden sich in den Tropen und Subtropen an mannigfaltig gebauten Küsten viele Arten von Fischen, aber sie treten nie in der Massenentfaltung auf, die wir aus unseren heimischen Meeren kennen. Und gerade diese Massenentfaltung setzt natürlich günstige Ernährungsbedingungen voraus, wie sie in der Tat in den kühlen und kalten Küstenmeeren vorhanden sind. Andere Umstände kommen hinzu. Die Fische verlangen für ihre Massenentwicklung „Bänke", d. h. Flachwasser, verlangen einen ausgedehnten Schelf, über dem nur wenig Wasser steht. Sie sind in bezug auf ihre Ernährung mehr als die meisten jener anderen Tiere auf den Boden, einen reich mit niederen Tieren besiedelten Boden angewiesen. So erklärt sich der Reichtum der Nordsee, der Neufundlandbank, der Umgebung von Island und der Lofoten an Fischen hauptsächlich aus dem Flachseecharakter der betreffenden Meeresteile. Über tieferem Wasser ist trotz des Reichtums der nordischen Küstengebiete an neritischem Plankton der Fischreichtum gering.

Die Küsteneinflüsse auf die Bodenfauna und -flora erstrecken sich, wie schon gesagt wurde, unter Umständen weit hinaus und besonders auch tief hinab. Nach den Untersuchungen des „Michael Sars" im Jahre 1911 findet sich an dem Kontinentalabhang abwärts von der schon erwähnten Mudlinie bis zu 1000 m hinab noch kaum eine Verringerung des Fischreichtums. Erst unter 1000 m wird die Fischfauna dünner, erst unter 2000 m wird sie arm. Mit diesen Fischen, die schon in der Hauptsache Tiefseeformen sind, vergesellschaftet sich eine sehr reiche Fauna niederer Tiere, welche unmittelbar den sich ablagernden Mud als Nahrung zu verwenden vermögen, und die ihrerseits den Fischen zur Nahrung dienen. Hauptsächlich Echinodermen treten zahlreich auf. Achtet man genauer auf die einzelnen Arten von Fischen am Kontinentalabhang und ihre Tiefenverbreitung, so zeigt sich, daß sich noch innerhalb der genannten Grenzen mehrere Zonen der Verbreitung unterscheiden lassen. In den größeren Tiefen, wo die Fische auf geringe Zahlen hinabgehen, leben wirbellose Tiere noch in großer Zahl. Man hat diese Tierwelt zwischen Tiefsee und Flachsee am Kontinentalabhang als archibenthale oder bathyale Fauna bezeichnet.

Von der Fischfauna der obersten Zone, der eigentlichen Flachsee oberhalb der Mudlinie, wurde schon gesprochen. Es wurde dabei erwähnt, daß das Leben der Bodentiere dort ein sehr reiches ist. Und hier tritt nun auch in den flachsten Teilen, bis zu etwa 30—40 m hinab, das Leben der Bodenpflanzen, der Algen, bald stark hervor. Die große Mehrzahl der Meerestiere und -pflanzen, welche uns gewöhnlich vor Augen kommen, entstammen diesem Gebiet. Die ganze Nord- und Ostseetierwelt gehören ihm an, nicht weniger die der mediterranen Küstenfauna, welche in der Entwicklung der Zoologie eine so große Rolle gespielt hat.

Da die Oberfläche des Schelfs ihrer Beschaffenheit nach sehr wechselt, bald felsig, bald sandig, bald schlickig, bald mit zerbrochenen Molluskenschalen (Schill), bald mit Korallenbruchstücken, bald mit Steinen bedeckt ist, weil ferner die Abgrenzung gegen das Land eine mehr oder weniger unregelmäßige, oft durch viele Ein- und Ausbuchtungen ver-

mannigfaltigte ist, daneben auch einmündende Gewässer einen großen Einfluß ausüben, und die wesentlichen physikalischen und chemischen Faktoren, z. B. Temperatur, Bewegung, Salzgehalt, schon auf kurzen Strecken sich ändern können, so ist den bisher besprochenen Lebensgemeinschaften der Küstengewässer gegenüber die Mannigfaltigkeit der Besiedelung besonders charakteristisch. Die deutschen, im ganzen einförmigen und, von Helgoland abgesehen, nicht felsigen Küstengewässer und Flachseen zeigen das verhältnismäßig weniger, aber sie zeigen es doch. Das Kattegat und die Gewässer zwischen den dänischen Inseln lassen (s. oben S. 126) eine Anzahl verschiedenartiger Bodengemeinschaften von bestimmter Verbreitung unterscheiden. Längs der Nordküste Asiens ist auf der „Vega"-Expedition trotz der verhältnismäßig großen Einförmigkeit der Bedingungen eine ganze Reihe von Lebensgemeinschaften für die verschiedenen Bezirke der flachen Ufergewässer beschrieben worden. Ähnliches beobachtet man in weit größerer Vollkommenheit an den vielgestaltigen Küsten des Mittelmeeres, Norwegens, Neufundlands, Westindiens, im Malaiischen Archipel usw. Eine sozusagen mosaikartige Besiedelung der Flachseegründe mit allerlei verschiedenartigen Lebensgemeinschaften findet sich überall wieder. Und das gilt nicht nur für die Tiere, sondern in den flachsten Gebieten auch für die Pflanzen, Algen und Seegräser, an denen man diese Verteilungsweise oft vom Boot aus bei klarem, ruhigem Wasser beobachten kann.

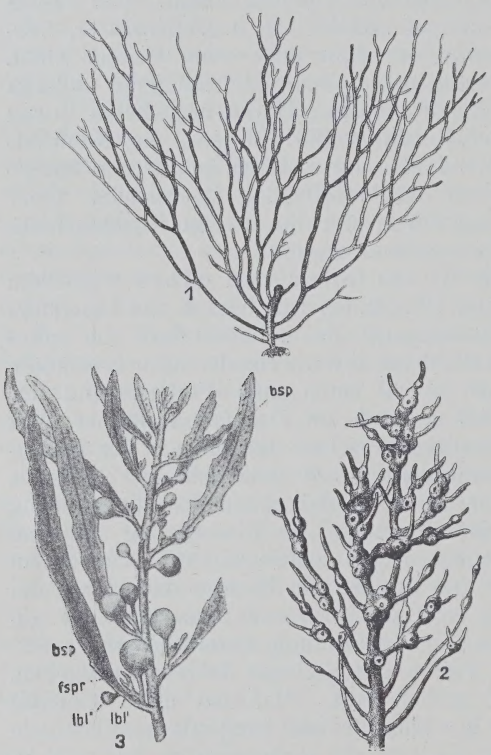


Fig. 81. *1* junge Pflanze von *Cystosira*, *2* Fruchtsproß von *Cystosira*, *3 Sargassum*. Nach Oltmanns.

Bei der Flachseebodenfauna und -flora wird die horizontale Verteilung über die Erdoberfläche in erster Linie wieder durch die zonalen Unterschiede der Temperatur bestimmt, doch läßt sich dies Verhalten im allgemeinen nicht so gut veranschaulichen, wie bei den bisher besprochenen Lebensgemeinschaften, weil nur zum kleinen Teil größere bekannte Organismengruppen als solche zonal verbreitet sind, und die einzelnen Arten nicht so bekannt zu sein pflegen wie etwa bei den Wirbeltieren des Nektons. Als brauchbare Beispiele mögen etwa die Brauntange dienen. Unsere Küsten sind besonders von den Arten der Gattung *Fucus* bewachsen. In tieferen Zonen finden sich die Laminarien, die im nördlichen Eismeer die charakteristischen Phaeophyceen sind und in gewaltigen Größen auftreten. Südlich von unseren Breiten leben in den warmen Gewässern die Gattungen *Cystosira* und *Sargassum* (Fig. 81)

als Charakterpflanzen. Sie verschwinden wieder im südlichen kühlen Wasser. Dort erscheinen dann als Gegenstück der nordischen Laminarien die Riesentange der Gattungen *Macrocystis* und *Lessonia*.

Einige wenige Gruppen festsitzender Tiere beschränken sich fast ganz auf die warmen Gewässer, so die Hornschwämme (Keratosa), die Hornkorallen (Gorgonida), und ganz besonders die riffbildenden Steinkorallen, die eine eingehende Besprechung verdienen. Es gibt auch in kühleren Meeren Steinkorallen, aber die Riffe sind fast ausnahmslos eingeschlossen zwischen die Isothermen von 20° im Norden und Süden. Ihre Abhängigkeit von der Temperatur kommt auch darin zum Ausdruck, daß sie an den Westküsten von Afrika und Amerika fehlen. Der Hauptgrund dafür ist augenscheinlich, daß kalte Strömungen und besonders kaltes Auftriebwasser die Temperaturen an diesen Küsten nicht die von ihnen geforderte Höhe erreichen lassen.

Auch für die Wirkung anderer Faktoren auf die Verbreitung der Flachseeorganismen in horizontaler Richtung werden uns die viel untersuchten Korallenriffe die günstigsten Beispiele darbieten. Als nicht stichhaltig, oder zum wenigsten bei weitem nicht allgemeingültig hat sich die Annahme erwiesen, daß Korallenriffe nur an sich senkenden Küsten oder Inseln vorkommen könnten. Die allgemeinen Niveauverhältnisse der Korallenriffe und die verschiedenen Rifformen, welche alle einheitlich aus diesem Umstande erklärt werden sollten, haben vielfach andere Erklärungen gefunden, ohne daß übrigens eine völlige Einheit der Meinungen darüber bis heute erzielt worden wäre.

Zu den Faktoren, welche die Horizontalverbreitung der Riffe bestimmen, gehört vor allem noch der Salzgehalt. Fast ausnahmslos meiden sie brackisches Wasser. Ein einströmender Fluß oder Bach im Bereich einer von einem Wallriff umgebenen Küste bringt vor seiner Mündung die Polypen zum Absterben, so daß eine Lücke in dem Wall entsteht. Süßwasserreichtum einer Küste führt also zu Korallenarmut.

Eine weitere notwendige Lebensbedingung ist Reinheit des Wassers. Schlamm und Sand sind ihnen verderblich. Die ungünstige Wirkung der ins Meer mündenden Ströme auf die Riffe beruht ohne Zweifel auch zum Teil darin, daß sie durch Detritusablagerungen die Korallenstöcke ersticken können.

Die Tiefenausbreitung der Korallen an den Riffen ist eine geringe. Sie gehen nach oben nicht über die Niedrigwassergrenze hinauf. Nur bei Springtiden können sie von Wasser entblößt, der Luft, der Sonne und dem Regen ausgesetzt werden. Wenn sich über dem Wasser eine Insel bildet, wenn sich an der Insel eine breite, zwischen Flut- und Ebbegrenze liegende Schorre findet, so beruht das auf der Wirkung der Brandung, die losgerissene, umhergerollte Blöcke auf das lebende Riff hinaufwirft und allmählich weiter weg vom Meere, so hoch hinauf, wie bei Hochwasser oder Sturmfluten das Wasser reicht, sie verfrachtet. Auch Hebungen des Untergrundes können bei der Inselbildung mitwirken. Das Leben der Korallen beginnt unter Niedrigwasser und gedeiht üppig bis zu 30 oder 40 m hinab. Bei 60 m Tiefe liegt im allgemeinen die Grenze ihres Vorkommens; ganz vereinzelt sind sie bis 79 m hinab gefunden worden. Der Abfall des Riffes pflegt ein sehr steiler zu sein.

Zu den Lebensbedingungen der Korallen, welche ihre Tiefenverbreitung beeinflussen, gehört in erster Linie die Substratdarbietung. Nur wo zwischen den angegebenen engen Grenzen geeignete Substrate für die Ansiedelung dargeboten werden, kann ein Riff entstehen. Die Er-

füllung dieser Bedingung, obwohl sie auch für viele andere Flachwasserorganismen besteht, hat bei den Korallenriffen besondere Erklärungsschwierigkeiten gemacht, weil es schwer verständlich ist, woher die vielen Inseln des Stillen und Indischen Ozeans kommen, die alle bis fast an die Meeresoberfläche reichen mußten, ehe sich auf ihnen Korallenriffe bilden konnten. Die Darwinsche Senkungshypothese nimmt an, daß die Riffe an Inseln verschiedener Höhe entstanden, daß diese Inseln infolge der Senkung verschwanden, die Korallen aber gleichzeitig immer weiter das Riff bis an die Oberfläche emporbauten. Eine andere Hypothese behauptet, daß im Gegenteil Hebung des Grundes, etwa durch vulkanische Kräfte, vorliegt, daß aber die Entstehung von Inseln durch Abrasion des gehobenen Grundes unter der wellenbewegten Oberfläche verhindert und so Bedingungen für die Entstehung der Riffe geschaffen wurden. Eine dritte Hypothese erklärt die Entstehung der Unterlage durch Ablagerung auf unterseeischen Gipfeln von verschiedener Höhe. Sie konnte bis an die Mudlinie empor fortschreiten. Auf einer so gebildeten Platte könnten sich zunächst andere Organismen, die sie weiter langsam erhöhten, angesiedelt haben, bis sie hoch genug für die Korallen war.

Für die hydrobiologische Fragestellung liegen diese geologischen Vorbedingungen nicht eigentlich im Bereich des Interesses. Von Eigenschaften des Mediums sind es folgende, welche die Tiefenverbreitung bedingen. Das Sediment, welches sich an dem Abhang ablagert, deckt je tiefer um so mehr die Korallen zu und erstickt sie. Es bedingt somit eine untere Grenze ihres Vorkommens. Einige Wasserbewegung ist ihnen also günstig. Sie hat weiter insofern Bedeutung, als sie den Korallen Nahrung zuträgt. Allgemein wachsen sie mit Vorliebe etwas unterhalb der Brandungszone, wo die Zufuhr von Detritus und Plankton als Nährstoffen eine besonders günstige sein dürfte. Ein dritter Faktor der Tiefenverbreitung soll das Licht sein. Es wird behauptet, daß die Korallen in der Mehrzahl besonders lichthungrige Organismen sind. Das könnte damit zusammenhängen, daß viele von ihnen symbiotische Algen enthalten.

Wie die horizontale und vertikale Ausbreitung der Riffe, so wird auch ihre Gestalt augenscheinlich durch hydrische Faktoren bestimmt, oder zum wenigsten mitbestimmt. Man unterscheidet drei Hauptformen, das Saumriff, das Wallriff und das Atoll. Unter einem Saumriff versteht man eines, welches sich unmittelbar der Küste anlagert, unter einem Wallriff (Fig. 82) ein solches, das wallartig der Küste vorgelagert ist, aber durch eine Wasserfläche von ihr getrennt wird, unter einem Atoll ein ringförmiges, frei im Meere liegendes Riff (Fig. 83 und 84).

Die Senkungshypothese erklärt alle drei aus der Senkung des Bodens. Jedes Riff entstand danach als Saumriff. Indem es senkrecht in die Höhe wuchs, während das ins Meer versinkende Land allmählich zurückwich, verwandelte es sich in ein Wallriff. Wenn es in dieser Weise eine Insel umgab, diese Insel aber schließlich ganz verschwand, mußte es zum Atoll werden. Neuere Erklärer haben vielfach an Stelle der geologischen Faktoren, auf die hier alles zurückgeführt wird, unmittelbare Einwirkungen des Wassers angenommen.

Es ist eine Tatsache der Beobachtung, daß ein Riff stets an seiner Außenseite besonders kräftig wächst, wohl infolge günstigster Ernährungs- und Atmungsbedingungen und geringer Versandungsgefahr. Man kann das nicht nur an Korallenriffen, sondern auch bei gewissen kleinen atollartigen Riffen beobachten, die bei den Berumdas von Würmern (Serpuliden) aufgebaut werden. Wenn nun die äußeren Teile eines Saumriffes

weiterwachsen, die inneren aber absterben und allmählich vom Wasser zerstört werden, so muß daraus ein Wallriff entstehen. Ähnlich erklärt sich vielleicht die merkwürdige Form des Atolls. Wie hier im wesent-

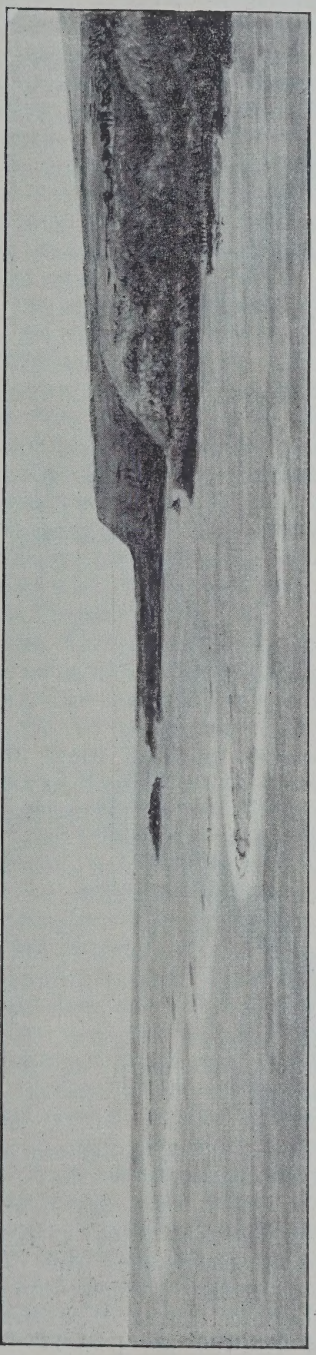


Fig. 82. Wallriff an der Küste von Tahiti. Nach Agassiz, verändert.

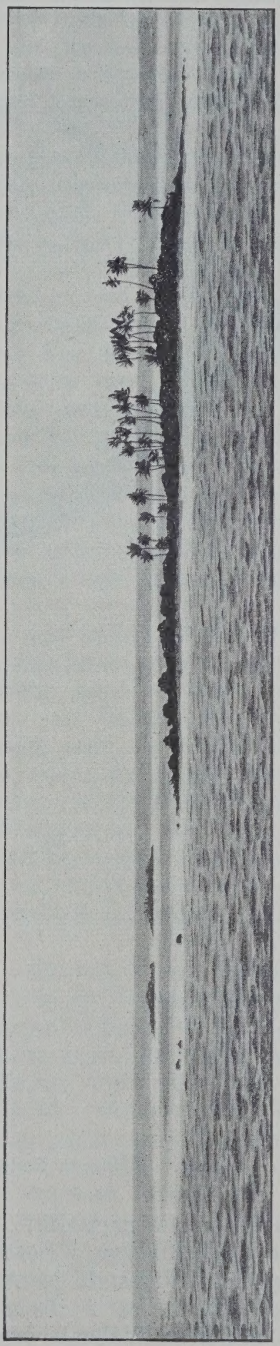


Fig. 83. Atoll mit beginnender Inselbildung. Original im Anschluß an Agassiz.

lichen die brandende Bewegung, so wird auch die Strömung des Wassers als maßgebend angenommen. Am Keelingatoll erkennt man deutlich den Einfluß der Hauptwindrichtung, welche die See gegen das Atoll treibt. Indem die einzelnen Inseln, welche den Atollring zusammensetzen, in der Richtung des zwischen ihnen einströmenden Wassers fortwachsen,

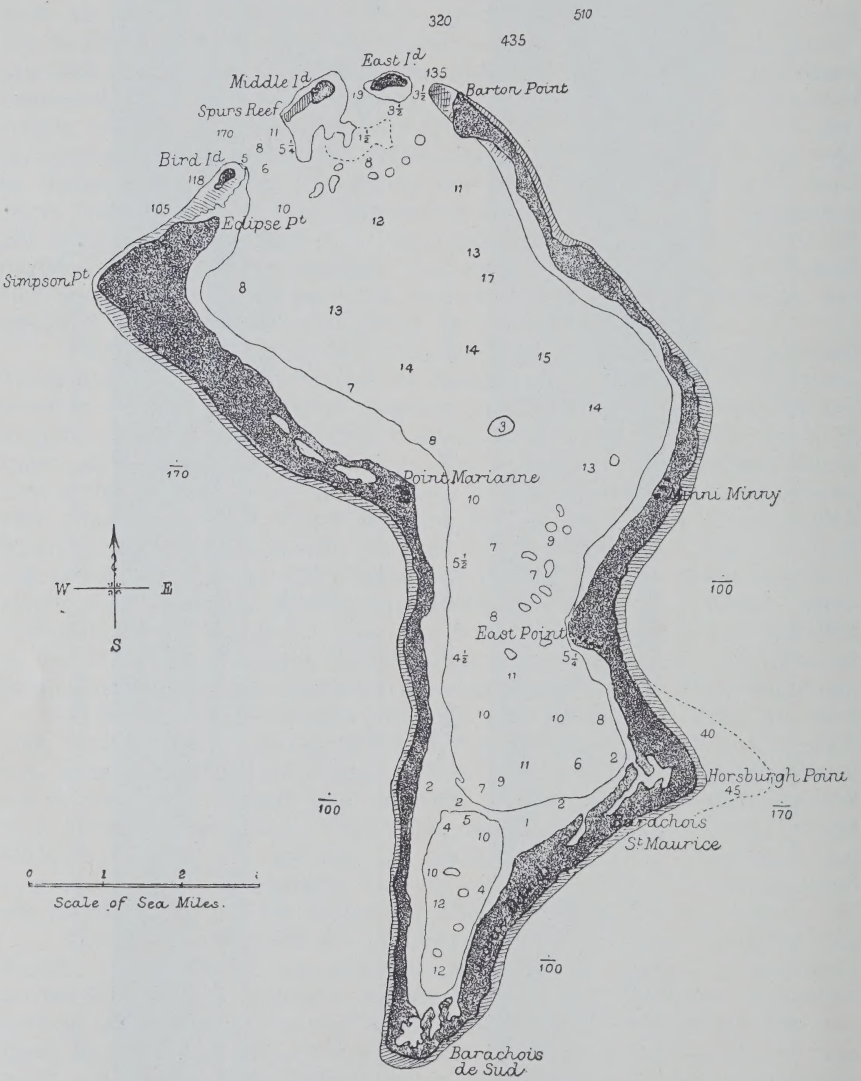


Fig. 84. Das Atoll Diego Garcia im Indischen Ozean, mit fast geschlossenem Inselring. Tiefen in Faden. Nach Bourne aus Chun.

entstehen hufeisenförmige Riffe, die ihre beiden Enden in der Richtung des Windes ausstrecken. Besonders Gezeitenströmungen sind für die Erklärung der Riffgestalt in Anspruch genommen worden. Sie sollen u. a. die Lagune des Atolls und die Lagunen hinter Wallriffen auswaschen, nachdem Wellenbewegung und Tierfraß die Kalkskelette der

Korallen zerstört haben, und das warme Tropenwasser auflösend auf sie gewirkt hat. Aber auch Strömungen längs der Riffe oder über ihre Oberfläche hin scheinen, beispielsweise bei den Palauinseln, die Gestalt zu bestimmen. Schließlich wird für die Ausbildung der Riffgestalt wiederum die Sedimentierung als Faktor in Anspruch genommen. Ebenso wie sie der Tiefenverbreitung eine Grenze zu setzen scheint, indem sie die Korallen erstickt, vermag sie auch in den von der spülenden Wirkung des Wassers abgeschlossenen Innenteilen unter Umständen das Korallenwachstum zu vernichten und dadurch eine Zerstörung dieser Teile vorzubereiten.

So deutet die bisherige Entwicklung des Problems der Korallenriffe, sowohl was ihre Verteilung in den Meeren wie was ihre Gestalt betrifft, darauf hin, daß wir es wohl mit einer Anzahl verschiedener Faktoren zu tun haben, von denen bald mehr die einen, bald mehr die anderen wirksam sind.

Von diesem besonderen Gegenstande zu den allgemeinen Verhältnissen am Grunde der Küstengewässer zurückkehrend, bleibt uns noch die Tiefenschichtung des Lebens am Boden der Küstengewässer zu besprechen übrig. Man kann eine besondere Zone als Litoral vom übrigen Boden der Flachsee unterscheiden, bis zu einer Tiefe von 30—40 m oder so weit hinab, wie der Boden noch einen einigermaßen beträchtlichen Pflanzenwuchs zu tragen vermag. Meist jedoch erst ganz nahe dem Ufer beginnt im Wasser von wenigen Metern Tiefe ein Pflanzenwuchs, der große zusammenhängende Bestände, Seegraswiesen und Tanggebüsche bildet. Ganz zu oberst folgt schließlich zwischen den Grenzen von Hochwasser und Niedrigwasser die Schorre, der trocken fallende Streifen.

Die Pflanzenverteilung im Litoral, und zumal in seinen obersten Teilen, ist gewöhnlich eine sehr gesetzmäßige, bis zu ganz geringen Tiefenunterschieden bestimmt gegliederte. Nicht ganz so streng gebunden pflegt die Verteilung der Tiere zu sein. An felsigen Küsten unserer Breiten findet sich zu oberst gewöhnlich eine Zone der Grünalgen, darunter in der Schorre die Fucaceenzone, weiter, dicht unter der Niedrigwassergrenze beginnend, die Laminarienzone, zuletzt eine Zone der Kalkalgen. Im Mittelmeer entspricht der Fucaceenzone ein Gürtel, in dem *Ectocarpus*, *Cystosira* und andere Brauntange gedeihen, während höher hinauf die Grünalgen *Enteromorpha, Ulva*, *Cladophora* usw. wachsen, tiefer dagegen sich eine artenreiche Schattenflora findet, die das volle Licht der südlichen Sonne scheut.

Augenscheinlich ist es das Licht, welches diese Verteilung der Pflanzen nach der Tiefe in erster Linie bedingt. Die drei Hauptgruppen der Algen verhalten sich insofern verschieden dagegen, als im allgemeinen die Grünalgen das meiste, die Rotalgen das geringste Licht, die Braunalgen mittlere Werte am besten auszunutzen vermögen. Bis zu einem gewissen Grade ordnen sie sich tatsächlich dementsprechend in drei Zonen an, aber allerdings hat diese Regel viele Ausnahmen. Es gibt sogar in den Tropen unmittelbar an der Oberfläche Rotalgen. Einen weiteren wesentlichen Faktor der Algenverteilung stellen aber noch die Grade der Wasserbewegung und Wasserbedeckung in der Schorre dar. Es gibt Algen, wie z. B. *Nemalion, Pelvetia* und *Cladophora,* welche noch oberhalb der Schorre in der sogenannten Spritzwasserzone, d. h. überhaupt nicht mehr „unter Wasser“ leben. Auf den Färöer beginnt die Algenflora stellenweise schon 25 m über der Meeresoberfläche. Wenn

Fucus, *Ascophyllum* u. a. im trockenfallenden Gürtel selbst hervortreten, so erweisen sie sich andererseits auch durch ihre Verteilung als Pflanzen, welche allzustarke Wasserbewegung nicht lieben. Laminarien dagegen und ebenso im Süden *Macrocystis* und *Lessonia* sind echte Brandungsalgen, die mit ihrem kräftigen, äußerst schmiegsamen und elastischen Thallus die eigentliche Brandungszone bevorzugen. Die Seegräser (*Zostera*), die wenig tiefer als *Laminaria* zu leben pflegen, sind jedoch ausgesprochene Stillwasserpflanzen, wie das besonders in ihrer horizontalen Verbreitung zum Ausdruck kommt.

Das marine Tierleben beginnt in unseren Breiten meist mit einen Streifen, der von Seepocken (*Balanus balanoides*) eingenommen wird. Darunter treten oft Mießmuscheln (*Mytilus*) und Schnecken, besonders die Strandschnecken (*Littorina*, ferner *Purpura*, *Patella*) auf. Die Littorinen kriechen oft hoch ins Trockene empor. Weiter unten leben an den Fucaceen viel festsitzende Tiere. Im Schutze der Tange und vorspringenden Felsecken sitzen hauptsächlich Aktinien (*Act. equina* u. a.), aber auch viele Tiere, die in der folgenden Zone erst ihre Hauptstandorte haben. In der Laminarienzone bilden zunächst wieder die Algen selbst für viele Tiere ein willkommenes Substrat, besonders aber die „Tangwurzeln", mit denen diese großen Pflanzen sich an den Felsen festheften. Was dort lebt, wurde oben (S. 129) schon kurz gesagt. Noch weiter abwärts folgt, z. B. bei Helgoland, bald die ärmere, je nach der Bodenart wechselnde, räumlich ausgebreitetere Flachwasserfauna.

An der nicht felsigen deutschen Nordseeküste treten die Gürtel der Strandschnecken, Seepocken, Mießmuscheln und Tange nur an Holz- und Steinbauten auf, verhalten sich aber im übrigen ganz ebenso, wie an felsigen Küsten. Unterhalb des Fucaceengürtels breitet sich hier gewöhnlich in weiter, flächenhafter Ausdehnung das Watt aus. Arm an Pflanzen, nur mit zerstreuten Seegräsern und Grünalgenzotten hier und da besiedelt, zeigt es überall das schon früher (S. 129) besprochene, nach der Bodenart etwas wechselnde reiche Leben von Würmern, Muscheln und Krebsen verschiedener Art mit charakteristischen Anpassungen der Lebensweise.

Welche Faktoren in und unmittelbar unterhalb der Schorre die regelmäßige zonale Tierverbreitung bedingen, vermögen wir im ganzen nicht gut zu beurteilen, nur in Einzelfällen, wie etwa bei *Balanus*, leuchtet die Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit und Wellenschlag ein, ohne daß jedoch klar würde, warum gerade die oberste und nicht irgendeine tiefere Zone von Seepocken besiedelt ist. Wahrscheinlich wird man nicht annehmen dürfen, daß es sich um besonders jeder einzelnen Zone angepaßte Tiere handelt, sondern um besonders anspruchslose, die dem Wettbewerb mit anderen ausweichend sich in diese in vieler Beziehung ungünstigen Gebiete zurückgezogen haben. Ganz allgemein betrachtet zeigt aber die deutliche und reiche zonale Gliederung hier, wie die Organismenverteilung ein genauer Ausdruck für die schnelle, gradweise Abänderung in bezug auf gewisse Faktoren, besonders wohl die Wasserbedeckung und Wasserbewegung, ist.

c) Das Meer als Ganzes.

Wie schon früher bemerkt wurde, kann das Problem des Gesamtlebens der Gewässer nicht gut eine einheitliche allgemeine Lösung finden, weil das Wasser der Erde kein geschlossenes Ganzes, sondern ein vielfach Zerteiltes ist. Ein einzelnes stehendes Binnengewässer z. B. steht

mit anderen Binnengewässern in bezug auf die Lebensvorgänge in seinem Inneren meist in einem loseren Zusammenhang als mit dem umgebenden Lande. Jedes von diesen Gewässern hat gewissermaßen seinen Haushalt für sich. In einem Stromsystem besteht wohl ein Zusammenhang alles Lebens von den Quellen bis zur Mündung, aber ein Zusammenhang im Sinne eines Gesamthaushaltes ist das nicht. Von einem solchen kann man eigentlich nur in bezug auf das Meer sprechen. Allerdings überwiegt ja an Wassermasse und auch an Organismengehalt das Meer unter den Gewässern der Erde so gewaltig, daß das Leben in ihm als Ganzem nahezu gleichbedeutend ist mit dem Gesamtleben der Gewässer. Zu dem Gesamthaushalt des Meeres steht das Leben des Süßwassers und das Süßwasser überhaupt im Verhältnis eines Lieferanten. Jn diesem Sinne sind die Haushalte der süßen Gewässer dem des Meeres angegliedert, doch sind sie, von wenigen Vorgängen, wie Fischwanderungen, abgesehen, nicht in den Kreislauf der Stoffe und Kräfte im Meere eingegliedert.

Wir haben früher flüchtig die Frage aufgeworfen, wie sich das Leben in einem atmosphärenartig die ganze Erde umhüllenden Ozean verteilen würde. Die vorstehenden Betrachtungen über die Küstengewässer und die Flachsee werden davon überzeugt haben, daß die Verhältnisse der wirklichen Ozeane gar nicht ohne die vielfachen und engen Beziehungen zu den Landmassen zu verstehen sind. Die Besonderheit der Küstengewässer beruht wesentlich auf den engeren Beziehungen zu diesen. Will man Küstengewässer und Hochsee biologisch vergleichen, so kann das wohl nur in bezug auf das Plankton geschehen, den wesentlichsten Bevölkerungsteil, der beiden gemeinsam ist. Und da ergibt sich vor allem: Reichtum der Flachsee, Armut der Hochsee. Nicht unbedingt und überall ist allerdings die Hochsee arm, nicht ausnahmslos die Flachsee reich an Plankton. Jedenfalls aber wird es, um die Lebenstätigkeit des Meeres als eines Ganzen zu verstehen, vor allem notwendig sein, eine Erklärung für diese großen Grundzüge der Lebensverteilung und -dichte zu finden, die womöglich zugleich jene Ausnahmefälle miterklärt.

Da ganz allgemein die Organismenproduktion auf der Erde von den autotrophen Pflanzen ausgeht, auf deren Dasein sich das Leben der Tiere gründet, und zu deren Daseinsgrundlagen die Stoffwechselvorgänge der Bakterien wieder zurückführen, da ferner die Produktionsmöglichkeit an Pflanzen hauptsächlich von der Menge der vorhandenen Nährstoffe abhängt, so ist die Grundfrage einer allgemeinen Meeresbiologie die Frage der Pflanzennährstoffe.

Die Produktionskraft der verschiedenen Meeresgebiete wird nun augenscheinlich nicht so sehr durch die Menge der insgesamt vorhandenen oder dauernd oder vorübergehend zugeführten Nährstoffe, sondern wesentlich durch einige wenige besondere bestimmt, und zwar durch diejenigen, welche im Verhältnis zum Bedarf besonders spärlich vertreten sind. Dies „Gesetz des Minimums“, von dem schon die Rede war, dürfte im allgemeinen im Meere ebenso gelten wie auf dem Lande. Als Minimumfaktoren sind übrigens außer den Nährstoffen auch die energetischen Faktoren Licht und Wärme zu betrachten. Auch wenn alle anderen Ernährungsbedingungen bei im übrigen günstigen Lebensbedingungen optimal vertreten sind, wachsen doch die Pflanzen nur nach Maßgabe des Minimumfaktors.

Als solche kommen nun im Meere, wie es scheint, hauptsächlich Stickstoffverbindungen, Phosphate und Kieselsäure in Betracht. Allgemein sind diese in der Küstennähe reichlicher als in der Hochsee vorhanden.

Ferner entspricht dem auffallenden Unterschied von Tropenwasser und kaltem, polnahem Wasser in bezug auf den Planktonreichtum ein Unterschied des Gehaltes an Stickstoffverbindungen. Neuere ozeanische Untersuchungen haben z. B. für das antarktische Wasser 468 mg, für tropisches 78 mg im Kubikmeter als Mittel des Stickstoffgehalts in Form von Nitrat und Nitrit nachgewiesen und gezeigt, daß mit abnehmender Temperatur im allgemeinen der Stickstoffgehalt des Meeres zunimmt. Dies alles würde den Verhältnissen der Planktonproduktion entsprechen.

Daß die Mengen der Pflanzennährstoffe für die Produktionskraft einer Stätte ausschlaggebend sind, kann als sicher gelten. Daß dabei das Gesetz des Minimums gilt, ist zum wenigsten sehr wahrscheinlich. Möglich ist ferner, daß gewisse, zu dem wichtigsten Minimumstoff, dem Stickstoff, in besonderer Beziehung stehende Bakterien dabei eine große Rolle mitspielen. Es sind einerseits die denitrifizierenden Bakterien, welche Salpetersäure und deren Salze zu salpetriger Säure bzw. zu Nitriten und weiter zu Ammoniak, schließlich zu freiem Stickstoff reduzieren. Sie werden im warmen Wasser besonders intensiv wirksam sein und vielleicht in wesentlichem Maße an der Armut tropischer Gewässer an Nährstoffen schuld sein. Sie beteiligen sich auch sicherlich in hohem Grade am Verbrauch dieser Stoffe in den Küstengewässern. Die nitrifizierenden Bakterien andererseits oxydieren Ammoniak zu salpetriger Säure und weiter Nitrite zu Nitraten. Sie sind vielleicht für die Beschaffung von Pflanzennährstoffen auf küstenferner Hochsee von wesentlicher Bedeutung. Genauer kann auf die mannigfaltige Wechselwirkung zwischen Organismen und Stoffen, um die es sich da handelt, hier ebensowenig eingegangen werden wie auf die Punkte, welche die Theorie noch nicht zu erklären vermag.

Die Bedingungen der Ernährung sind die unmittelbaren Produktionsbedingungen im Meere. Für das Verständnis des Gesamtlebens sind aber weiter die mittelbaren Bedingungen, insbesondere die Kräfte von großer Bedeutung, welche die Verteilung der Stoffe in Zeit und Raum bestimmen. Die Küstengewässer verdanken ihren Reichtum der dauernden Zufuhr vom Binnenlande her. Die Hochsee bekommt ihren Anteil an diesem Nährmaterial durch Strömungen. In der Flachsee können die bei der Zersetzung abgestorbener Organismen wieder entstehenden Nährsalze leicht wieder der Oberflächenschicht zugeführt werden. In der Kieler Bucht bewirken z. B. ablandige Winde ein Abfließen des Oberflächenwassers, ein Aufsteigen tieferer, nährstoffreicherer Wassermassen und schließlich Planktonwucherung. Viel geringer ist die Aussicht auf Wiedergewinnung von Nährstoffen durch Aufstieg in der Hochsee. Doch hat sich neuerdings auch dort die planktonfördernde Wirkung von aufsteigendem Wasser wahrscheinlich machen lassen. Andererseits fällt Planktonarmut bisweilen mit Absinken des Wassers zusammen, wie z. B. in der Sargassosee. Weiter werden aus der Luft und vom Boden her dem Meerwasser Nährstoffe zugeführt. Allgemein kann man sagen, daß von den großen Zügen der Organismenerfüllung des Meeres vieles aus der Wasserzirkulation verständlich wird. Die räumliche Nährstoffzirkulation wirkt mit der physiologischen, von der oben die Rede war, zusammen, und so kommt der biologische Gesamtzustand des Weltmeeres zustande.

Es muß an dieser Stelle genügen, auf den großen Kreis von Problemen, die hier zusammentreffen, und die vielleicht die gegenwärtig wichtigsten Aufgaben der Hydrobiologie einschließen, noch einmal zusammenfassend hinzuweisen und die Hauptgesichtspunkte der beiden

Grundrichtungen der Arbeit auf diesem Gebiet hervorzuheben. Wir sind offensichtlich noch sehr weit davon entfernt, über das Leben des Meeres als eines Ganzen sicher urteilen zu können. Wir stehen noch ganz im Stadium der widerstreitenden Hypothesen. Insbesondere mangelt es dem Gedankengebäude, das sich vielleicht einmal als Grundgebäude der gesamten Hydrobiologie darstellen wird, noch allzu sehr an quantitativ gesicherten Grundlagen.

B. Die Binnengewässer.

Es wurde schon angedeutet, daß die Binnengewässer in mancher Beziehung mit dem Litoral des Meeres (wie wir den recht verschieden gebrauchten Begriff S. 169 gefaßt haben) Ähnlichkeit haben. Zumal darin ist das der Fall, daß in beiden (ausgenommen tiefe Seen) Boden und Oberfläche des Gewässers einander so nahe sein können, daß Sonnenlicht noch in beträchtlicher Menge zum Boden hinabdringt, daß schwimmende Vögel tauchend den Boden erreichen können, daß sogar an vielen Stellen hohe Bodenpflanzen bis an die Oberfläche zu ragen vermögen. In der Tat können geschützte, von den großen Bewegungen des Meeres mehr oder weniger abgeschlossene Buchten, Häfen usw. biologisch in vieler Beziehung Seen ähnlich werden, wenn auch die Tiere und Pflanzen in beiden ganz verschieden sind.

Als den Binnengewässern eigentümlich kommt etwas hinzu, was man als die stärkere Individualisierung gegenüber dem Litoral des Meeres bezeichnen kann. Das Süßwasser ist gewissermaßen in viele einzelne kleine Wasserindividuen zerteilt, während das marine Litoral im unbegrenzten und meist breiten Zusammenhange mit dem Meere verbleibt. Daraus folgt weiter, daß die Binnengewässer in viel höherem Grade als die Küstengewässer des Meeres an den Bedingungen, z. B. denen klimatischer Art, teilnehmen, denen das umgebende Land unterliegt, sowie den Einflüssen des Landes selbst. Zumal die jahreszeitlichen Schwankungen der Lebensbedingungen machen die Organismen der Binnengewässer in viel entschiedener Weise mit als die des Meeres. Infolge der Kleinheit vieler Süßwassereinheiten ist auch oft die Zahl der verschiedenartigen Standorte und damit der Lebensgemeinschaften eine sehr beschränkte, ja man kann in kleinen Teichen oder Bächen überhaupt eigentlich nur von einer Art Lebensgemeinschaft sprechen, weil gewissermaßen nur eine Art von Standort vorkommt. In solchen Fällen kann nicht von einer Verteilung der Lebensgemeinschaften in den Gewässern die Rede sein, vielmehr ist die Verteilung der Gewässer selbst mit derjenigen der Lebensgemeinschaften gleichbedeutend.

Gegenüber dem Meere, für das die Tiefenverteilung der Lebewesen im großen eine so wesentliche Frage ist, kommt hier etwas ganz anderes, die Höhenverteilung von der Meeresoberfläche bis zu den Hochgebirgsbächen wesentlich in Betracht. Und ein zweites hängt damit eng zusammen: Die Strömung, die ja eine Folge der Höhenverteilung des Wassers ist. Wie im Meere die biologischen Verhältnisse des offenen Ozeans, so sind im Süßwasser die der strömenden Gewässer das Charakteristischste.

a) Die strömenden Gewässer.

Bei der Besprechung der Lebensverteilung im Ozean war ich von der Vorstellung einer senkrechten Wassersäule ausgegangen und hatte die Zustände und Vorgänge der Tiefenverteilung in ihrem Inneren besprochen. In gewissem Sinne kann man in bezug auf die Vertikal-

verteilung im strömenden Süßwasser ein Gegenstück dazu aufstellen. Man könnte sich die gesamte Wassermasse eines Flußlaufes von der höchsten Quelle im Hochgebirge bis zur Mündung ins Meer vorstellen als einen Wasserkegel, in dem von oben nach unten die Lebensbedingungen und damit die Besiedelung sich gesetzmäßig ändern. Ich will auch im großen und ganzen zunächst in der Weise verfahren, daß ich einen solchen Idealfluß biologisch beschreibe. Natürlich kann das nicht in so schematisch einfacher Weise wie dort geschehen, weil hier nicht nur die Veränderung des Mediums, sondern auch die von Boden und Ufer die Organismenverteilung wesentlich beeinflußt.

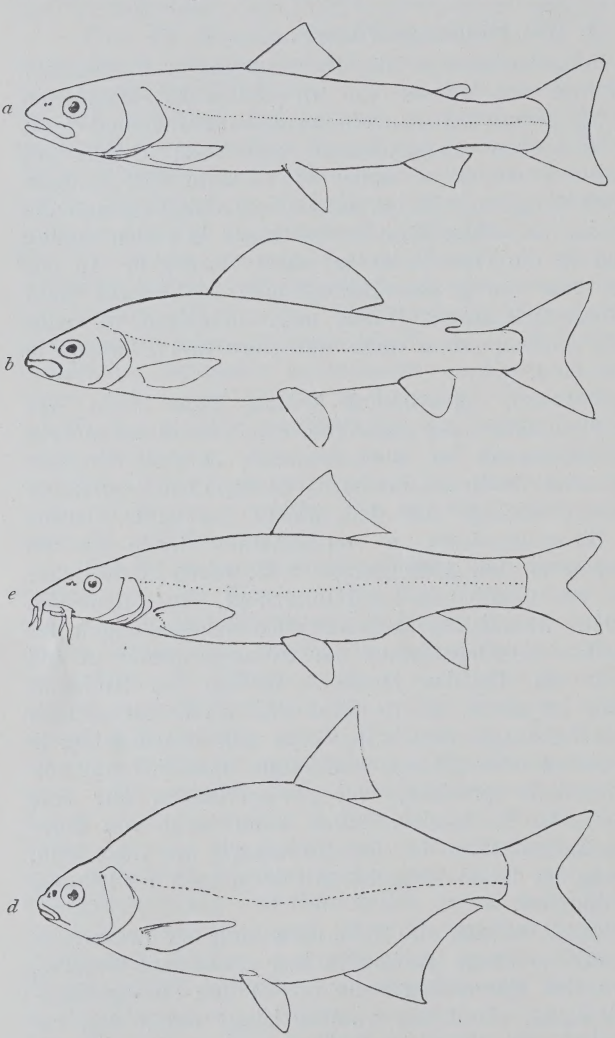


Fig. 85. *a* Forelle, *b* Äsche, *e* Barbe, *d* Brassen (Blei). Nach Pappenheim.

Seit langem ist schon, wie oben bereits erwähnt, in bezug auf die Fische eine Einteilung eines solchen Flußlaufes in vier Teile, die Forellen-, die Äschen-, die Barben- und die Brassenregion gebräuchlich (vgl. Fig. 85). Hoch oben, wo das Bachbett felsig ist und das kühle flache Wasser sich strudelnd durch das Gestein hin und her den Weg sucht, ist die Heimat der Forellen (*Salmo fario*). Weiter hinab, wo sich die Tiefe vermehrt, die Steine meist von Wasser bedeckt bleiben, Wasserstürze und Wirbel seltener werden, leben die Äschen (*Thymallus thymallus*). Ihnen folgen die Barben (*Barbus fluviatilis*) im am Grunde noch steinigen, noch stark bewegten Flußlauf. Zuletzt, in der Ebene, wo Sand oder selbst Schlamm den Stromgrund bildet, ist das Gebiet der Brassen (*Abramis brama*). Andere Fischarten sind jeweils mit diesen vier Leitformen vergesellschaftet. Was diese Verteilung der Fischfauna bedingt, sind augenscheinlich hauptsächlich die Wasserbewegung und die Bodenbeschaffenheit, jedoch kommen die Sauerstoff- und Temperaturverhältnisse des Wassers hinzu.

Ein ähnliches Beispiel bieten die Turbellarien dar. Eine bestimmte, vielfach wiederkehrende Formenreihe beginnt im kalten Gebirgsbach mit *Planaria alpina*. Es folgt die allerdings nicht überall vorkommende *Polycelis cornuta*, während zuletzt, bis in den Tiefebenenstrom hinab, *Pl. gonocephala* vorkommt. Hier ist augenscheinlich die Temperatur, sowohl ihrer Höhe wie ihren Schwankungen nach, der ausschlaggebende Faktor, doch scheint auch das Sauerstoffbedürfnis der verschiedenen Arten mitzuwirken. Wir bemerken die verteilende Wirkung der Temperatur auch bei anderen Tieren und Pflanzen. Die mitteleuropäischen Gebirgsbäche beherbergen eine Fauna stenothermer Kaltwasserformen. Weiter abwärts treten mehr und mehr eurytherme Tiere an ihre Stelle.

Auch im Pflanzenwuchs der fließenden Gewässer ist eine entsprechende Stufenfolge unverkennbar. Sie beginnt im Gebirgsbach mit Moosen (*Fontinalis*) und Flechten und endet in den Mündungsgebieten der Ströme mit *Potamogeton*-Arten, *Scirpus*-Arten und *Phragmites communis*. Man darf annehmen, daß bei dieser Verteilung außer den früher genannten Faktoren der Wechsel der Ernährungsbedingungen mitbestimmend wirkt.

Wesentlich anders als die genannten Fische und Bodenorganismen verhält sich das Plankton im strömenden Wasser. Die charakteristische Lebensgemeinschaft des Potamoplanktons (S. 134) ist gerade dadurch besonders ausgezeichnet, daß sie in der Längsrichtung unseres idealen Wasserkegels von oben nach unten fortschreitend sich auf weite Strecken nicht sehr ändert. Eine Zunahme an Reichtum ist allerdings unverkennbar. Auch kann sie infolge der immer erneuten Zufuhren, wenn sie irgendwo sehr reichlich sind, qualitativ verändert werden. Aber im allgemeinen zeigt die Zusammensetzung nach den Arten eine hochgradige Beständigkeit. So wirkt das Potamoplankton im biologischen Gesamtbilde eines Flußlaufes als ein verbindendes, nicht als ein Strecken unterscheidendes Element.

Obere und untere Teile des Stromlaufs werden aber auch durch das nektonische Tierleben miteinander in Verbindung gesetzt, nämlich durch die Wanderungen mancher Fische. Lachse und Störe, aber auch Neunaugen, Maifische (*Alosa*) u. a. ziehen zum Laichen stromauf, Aale stromab. Die aufwärtswandernden Laicher kehren später zum Meere zurück, ebenso gehen die Jungen, wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, stromabwärts. Die abgelaichten Aale kommen nicht wieder, sondern verschwinden in den Tiefen des atlantischen Ozeans. Dagegen ziehen die ganz jungen Aale, wie schon beschrieben wurde, in dichten Scharen die Ströme hinauf und verteilen sich, mehr und mehr aufwärts vordringend, in die Flüsse, Bäche und stehenden Gewässer.

Die Begrenzung dieser Wanderungen stromaufwärts geschieht naturgemäß dadurch, daß die im Meere laichenden Arten (Katadrome) bei der Rückkehr der Jungen ins Süßwasser Wohnplätze zu erreichen suchen, welche ihnen genehm sind, während die zum Laichen aufwärts ziehenden (Anadrome) so weit wandern, bis sie geeignete Laichplätze finden. Allerdings können zufällige Hindernisse der Wanderung eine Grenze setzen. Die Maifische haben z. B. die Stromschnellen bei Laufenburg am Oberrhein niemals überschreiten können, während die Lachse sie mit Hilfe von Sprüngen überwinden. Man hat vielfach durch „Fischtreppen“ den störenden Einfluß dieser Hindernisse zu verringern vermocht und dadurch ganze Flußsysteme der Besiedelung durch bestimmte Fische zugänglich gemacht. Andererseits hat sich an Wehren, wo der Aufstieg sich staute, oft eine bedeutende Fischerei entwickelt.

Das einigermaßen schematisch und nur in groben Zügen entworfene Bild der biologischen Verhältnisse in einem Stromlauf, wie ich es hier gegeben habe, mag an einem besonderen Beispiel etwas lebendiger ausgeführt werden. Ich wähle dazu den gut untersuchten Rhein. Es wird sich dabei insbesondere zeigen, wie die Beschaffenheit der zufälligen Umgebung, des Ufers, der umgebenden Landschaft, der Nebengewässer viele Besonderheiten im einzelnen hervorbringen. Diese Unregelmäßigkeiten dürfen nicht eigentlich als Störungen im Bilde betrachtet werden, sondern ihr Vorhandensein gehört zu den charakteristischen Merkmalen aller natürlichen Flüsse.

Hoch in den Alpen aus teils klaren, kühlen, lange übereisten, teils offenen und sonnigen Wasserbecken kommend, auch aus Teichen und Tümpeln der Quellregion gespeist, ist der Quellrhein sehr arm an Plankton. Tier- und Pflanzenleben beschränken sich in der Hauptsache auf steinliebende Formen. Wasserflechten, Wassermoose, Cyanophyceen und Rhodophyceen, dazwischen und unter den Steinen Hydrachniden, Insektenlarven, *Gammarus* und *Planaria alpina*, von Fischen die Forelle, das sind die charakteristischen Formen. Der Schweizer-Vorarlberger Rhein ist sehr schwach belebt. Plankton fehlt fast noch ganz; wegen der Regulierung fehlt es an Felsblöcken und ruhenden Steinen, das rollende Geschiebe zerstört alles Leben. Plankton liefernde Altwässer sind kaum vorhanden. Von Fischen leben hier neben Äschen und Forellen auch schon Barben. Der Fluß durchströmt dann den Bodensee, und nachdem er ihn verlassen hat, ist er als Hochrhein (bis Basel) zunächst reichlich mit Bodenseeplankton, später nach dem Zufluß der Aare noch mehr mit dem Plankton des Züricher Sees erfüllt. Charakteristische Leitformen dieses Planktons bleiben von hier ab bis zur Mündung im Rhein nachweisbar. Über fester Sohle mit wenig Geschiebe hinfließend hat er wieder eine reiche steinliebende Flora und Fauna, viele Wassermoose, sehr viele Insektenlarven, dagegen wenig Mollusken. Von Planarien kommt *Polycelis nigra* vor, von Fischen gibt es viele Salmoniden, und die Barbe ist gemein. Danach im Oberrhein zwischen Basel und Bingen vollzieht sich der Übergang des rasch fließenden geschiebeerfüllten Alpenflusses in einen Sand und Schlick ablagernden Niederungsstrom. Die Strecke besitzt ferner zahlreiche Altwässer und sonstige Nebengewässer, in denen sich das Stromplankton, im wesentlichen noch wie bisher Seenplankton, immer wieder anreichert. Der Boden ist wenig belebt von *Gammarus*, Insektenlarven, *Unio*, dagegen die Ufer reich an Protozoen, Spongien, Bryozoen, Turbellarien (*Planaria gonocephala*), Egeln, Mollusken, *Gammarus*, *Asellus*, Insektenlarven. An Stelle der Salmoniden treten mehr und mehr Cypriniden. Barben und Nasen (*Chondrostoma nasus*) sind die gemeinsten Fische. Der Mittelrhein zwischen Bingen und Bonn wird noch einmal zum Gebirgsfluß. In bezug auf Plankton und Fischbestand wenig verändert hat dieser Stromteil wieder eine reiche steinliebende Fauna und Flora. Während Altwässer fehlen, bewirken die Buhnen Planktonanreicherung, Schlammablagerung und Pflanzenwuchs (*Potamogeton, Ceratophyllum, Myriophyllum, Helodea*). Der Niederrhein schließlich ähnelt im Plankton noch ganz dem Mittelrhein. Die Barbe schwindet, und mit den Brassen treten viele andere Cypriniden ruhigen Wassers auf. In dem Staugebiet im Oberteil des von Gezeiten bewegten Ästuars findet eine starke Planktonanreicherung statt. Im Unterteil des Ästuars wird das Plankton massenhaft. Brackwasserformen treten mehr und mehr an die Stelle der Süßwasserfauna und -flora.

Über die horizontale Verbreitung der Organismen im Gesamtbereich eines Flußsystems folgt manches aus dem vorhergehenden schon von selbst. Da der Hauptstrom immer tiefer liegt als die einmündenden Nebenflüsse, wird sich im allgemeinen in den peripheren Teilen eines Flußgebietes die Fauna und Flora finden, welche wir bisher als die der höher liegenden Teile besprachen. Wenn schon die Quellbäche der Tiefebene nicht denen des Gebirges gleichen, so ähneln sie ihnen doch in manchen Beziehungen, z. B. oft in der Temperatur, auch zum Teil in der Wasserbeschaffenheit, und dementsprechend entsteht eine gewisse Ähnlichkeit der Besiedelung.

Dazu kommt dann als wesentlicher Faktor die zufällige Beschaffenheit des Untergrundes. Es gibt auch im norddeutschen Tieflande Forellenbäche, in denen diese Fische seit langer Zeit vorkommen und mehr oder weniger gut gedeihen. Deren Verteilung im Lande ist naturgemäß zunächst dadurch bestimmt, daß sie in den peripheren Teilen des Flußgebietes liegen, weiter aber durch hügelige und etwas steinige Beschaffenheit des Untergrundes, so daß die Wasserbewegung eine lebhafte ist, und doch das Gewässer der stillen Stellen nicht entbehrt. Entgegengesetzte Verhältnisse bestehen inbetreff des Untergrundes in Flüssen, die sich langsam über schlammigen Grunde durch die Ebene winden. Dort pflegen mehr die Tiere und Pflanzen stehender Gewässer aufzutreten, und der Pflanzenwuchs kann dann so dicht werden, daß er den Flußlauf hemmt. Zwischen diesen beiden Extremen liegt die ganze Mannigfaltigkeit der Flüsse und Bäche, die einem Strom zufließen.

Die Bedeutung der Wasserscheiden für die Verteilung der Organismen fließender Gewässer ist naturgemäß eine sehr große. Selbst bei geringem Abstande zweier Flüsse verschiedener Systeme wird es vielen Tieren und Pflanzen sehr schwer, vom einen ins andere zu gelangen. Treten jedoch bisweilen Verbindungen durch Überschwemmungen ein, so sind alsbald die Faunen und Floren übereinstimmend. Dementsprechend ist auch der Einfluß von Kanälen, welche Flußsysteme miteinander verbinden, ein bedeutender. Ich habe das schon oben an der Dreikantmuschel, *Dreissena polymorpha*, als Beispiel gezeigt und habe auch besprochen, wie die ganze Verteilungsweise der Organismen in Flußsystemen wesentlich mit dadurch bestimmt wird, daß die fließenden Gewässer Wanderstraßen sind. Nicht nur stromabwärts ist die Wanderbewegung eine unablässige, auch stromaufwärts, in alle feineren Verzweigungen des Systems hinein schreiten Organismen fort, wenn auch langsamer. Auch der menschliche Verkehr verschleppt vieles nach allen Richtungen.

Bei dem Einfluß solcher Wanderungen auf die Besiedelung von Flußsystemen kommt es naturgemäß sehr darauf an, was für Beziehungen zum Meere vorliegen. Der außerordentliche Reichtum der sibirischen Ströme an lachsartigen Fischen (Salmoniden), der auch dem Menschenleben an diesen Strömen bis weit hinauf sein eigentümliches Gepräge gibt, ist nur dadurch möglich, daß sie eine Verbindung zwischen dem Meere und den Gebirgsbächen des Südens herstellen. Wenn andererseits die Donau in ihrem ganzen Gebiet keine Aale besitzt, so liegt das daran, daß ihre Mündung weit entfernt von den Laichplätzen der europäischen Aale im atlantischen Ozean gelegen ist. Nur wenige von diesen Fischen gelangen in das Mündungsgebiet der Donau. Daß sogar Meeressäugetiere, Robben und kleine Waltiere, oft in Strömen auftreten, daß Weißwalherden im Jenissei und Amur mehr als 1000 km weit stromaufwärts gehen und vieles dergleichen mehr, ist eine Folge der Beziehungen der

Ströme zum Meere. Und auf ihnen beruht es schließlich auch, daß es besondere Flußdelphine zum Beispiel im Ganges, Amazonenstrom und La Plata gibt. Von solchem Einfluß, den die Verbindung zwischen Strom und Meer im Laufe längerer Zeitperioden auf die Besiedelung der Flußsysteme hat — und in letzter Linie geht ja der größte Teil ihrer Besiedelung darauf zurück —, soll hier nicht die Rede sein, da dies mehr eine Angelegenheit der Tiergeographie ist.

b) Die stehenden Gewässer.

Wie wir die Vertikalverteilung der Organismen im Meere an der Hand der Vorstellung einer vom Tiefseeboden zur Meeresoberfläche aufsteigenden senkrechten Wassersäule, wie wir sie für das strömende Süßwasser an einem vom Hochgebirge zur Meeresoberfläche herabsteigenden Wasserlauf darlegten, so könnten wir für die stehenden Binnengewässer gewissermaßen beides tun. Ein Vergleich stehender Gewässer von den Alpen hinab zum Meere würde in mancher Beziehung Ähnliches ergeben wie die entsprechende Betrachtung für fließende Gewässer. Wesentlich charakteristischere Ergebnisse werden wir dagegen erzielen, wenn wir einen großen See gewissermaßen als Meer im kleinen betrachten und eine uferferne Wassersäule in ihm der Untersuchung unterwerfen.

Die Schichtung des Wassers selbst, welche die physikalische Grundlage der biologischen Schichtung bildet, ist eine sehr charakteristische, dem Süßwasser eigentümliche. Der Umstand, daß das Süßwasser bei 4° seine größte Dichte hat, ist einer der beiden Hauptfaktoren dieser Schichtung, die abwechselnde Erwärmung und Abkühlung der Oberflächenschichten ist der andere. Wenn Wasser von 4° Wärme in der ruhenden Wassermasse eines Sees vorhanden ist, so muß es tiefer als alle anderen Wassermassen liegen. Kommen nur Temperaturen über 4° vor, so wird die Schichtung der Temperatur gemäß derart sein, daß die wärmeren Schichten oben, die kälteren unten liegen. Sind aber auch kältere Schichten vorhanden, so kann es zu einer „verkehrten" Schichtung kommen, wie bei uns im Winter allgemein, wo von der oft auf 0° abgekühlten Oberflächenschicht die Temperatur nach der Tiefe zu bis auf 4° steigt. Die Erwärmungsverhältnisse der Oberfläche andererseits, ihr Wechsel zwischen Tag und Nacht, zwischen Sommer und Winter haben zur Folge zunächst, daß gegenüber der ziemlich beständigen Tiefentemperatur die der Oberflächenschichten stark schwankt, ferner daß bei Nacht das abgekühlte Oberflächenwasser absinkt. Es wird so weit sinken, bis es auf Wasser von gleicher Dichte trifft. So kommt es zu einer Durchmischung in den oberen Wasserschichten, die in der Nacht eine gleichmäßige Temperatur annehmen. Man führt auf solche „Konvektionsströmungen" die Entstehung der sogenannten Sprungschicht zurück, die auch im Meere stellenweise vorkommt, d. h. einer Wasserschicht von bestimmter Dicke, in der die Temperatur viel schneller absinkt als in den darüber und darunter liegenden ebenso dicken Wasserschichten. Die Sprungschicht trennt voneinander die oberen, täglichen Konvektionsströmen ausgesetzten (Epilimnion) von den Tiefenschichten (Hypolimnion).

Die biologische Schichtung entspricht in den großen Zügen durchaus der des Meeres, obwohl die räumlichen Maße viel geringere sind. Wir können im allgemeinen drei große Zonen des Lebens unterscheiden, die des oberflächlichen Planktons, die des freien, tieferen, planktonarmen Wassers und die des Bodens. Diese drei Zonen finden sich bei genügender Wassertiefe überall wieder, aber allerdings sind sie in ihrer

Ausdehnung und Besiedelung in verschiedenen Seen sehr verschieden entwickelt. Tiefe Seen zeigen sie anders als flache, Alpenseen anders als die der norddeutschen Tiefebene. Insbesondere lassen sich für die Dicke der oberflächlichen Planktonschicht keine allgemeinen Zahlen angeben. Sie schwankt etwa zwischen 30 und 100 m, je nach der Klarheit des Wassers und der Reinheit des Himmels über dem See.

Ganz wie im Meere ist das Plankton innerhalb dieser Schicht wieder feiner geschichtet. Insbesondere unterscheidet man eine „Nährschicht", in der das Phytoplankton hauptsächlich zur Entwicklung kommt, und eine darunter liegende „Speicherschicht", die von Tieren vorwiegend bewohnt wird, welche von jenem Pflanzenplankton leben. Wie in den Meeren der gemäßigten Zone und im Gegensatz zum Tropenmeer sind in unseren Seen die obersten Schichten meist die reichsten. Ganz wie im Meere findet eine auffallende Bevorzugung der unmittelbaren Oberflächenschicht bei den Schizophyceen, z. B. der häufig Wasserblüten bildenden *Clathrocystis*, statt. Aber auch Diatomeen können sich ähnlich verhalten. Andererseits kommt es in tieferen Teilen der Pflanzenzone auch zur Entwicklung einer besonderen Schattenflora. Die entschiedenste Verminderung nach der Oberfläche zu erleiden, wenigstens bei Sonnenlicht, die Bakterien.

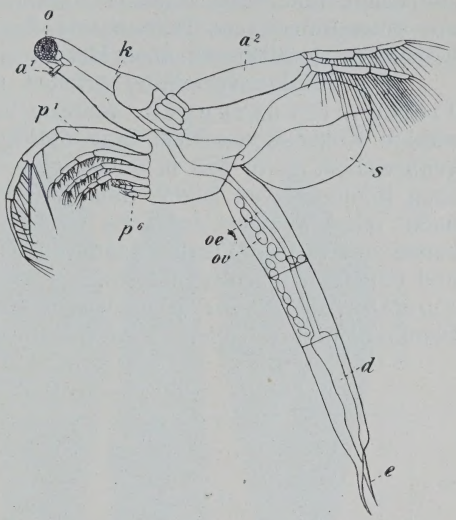


Fig. 86. *Leptodora Kindtii* ♀. *o* Auge, a_2 Ruderantenne, *s* Schale. Vergr. 8 : 1. Nach Keilhack.

Innerhalb und unterhalb der Schicht der „Schaffer", der Nährschicht, verhalten sich die verschiedenen Arten der „Zehrer" in bezug auf die Höhenlage nicht gleich. So leben z. B. von den Cladoceren die Formen gewöhnlicher Bauart, wie *Bomina* und *Daphne* (Fig. 6) in höherer Schicht als die seltsam umgestalteten großen *Leptodora* (Fig. 86) und *Bythotrephes* (Fig. 87 Die absoluten Tiefen, in denen bestimmte für das Seenplankton charakteristische Arten vorkommen, wechseln wieder, sind z. B. in den nordischen Seen andere als in Alpenseen.

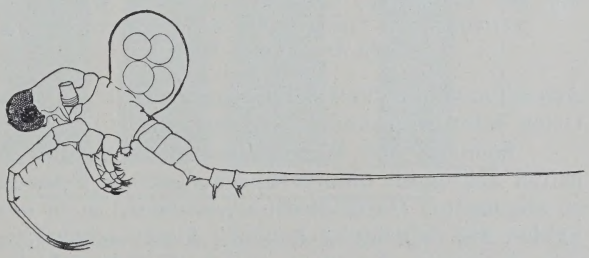


Fig. 87. *Bythotrephes longimanus*. Vergr. 12 : 1. Nach Lilljeborg.

Es ist unverkennbar, daß bei dieser Schichtung zunächst das Licht und die Nahrung bestimmend sind. Aber auch die Temperatur spielt eine wesentliche Rolle, wie z. B. darin zum Ausdruck kommt, daß in der

gleich noch näher zu besprechenden Sprungschicht der Temperatur das Plankton sehr verarmen kann, und daß die Sprungschicht eine deutliche Scheide in der Tiefenverbreitung des Planktons darstellt. Schließlich wirkt, zumal für die Besiedelung tieferen Wassers, der Sauerstoff als maßgebender Faktor. Viele Seen haben in der Tiefe äußerste Sauerstoffarmut und entsprechende Planktonarmut (Fig. 88), während solche mit sauerstoffreichem Tiefenwasser diesen Vorzug auch am Plankton und Fischleben deutlich erkennen lassen.

Die Planktonverteilung erleidet nun auch regelmäßige periodische Tiefenveränderungen, jahreszeitliche und tägliche. Die oben erwähnte Konvektionsschicht muß naturgemäß auch biologisch dadurch gekennzeichnet sein, daß in ihr das Plankton passiv untermischt wird, und eben infolge davon bildet dann die Sprungschicht auch biologisch eine mehr oder weniger deutliche Grenze. Eine größere Bedeutung noch haben die aktiven Vertikalwanderungen, wie sie besonders bei Rotatorien und Crustaceen beobachtet werden, aber auch bei den Larven der Mücke *Corethra plumicornis* nachgewiesen sind. Täglich pflegen diese größeren Planktonten ihre Tiefenlage beträchtlich zu ändern, indem sie bei Nacht in die Oberflächenschichten emporsteigen (Fig. 89). Der Hauptfaktor dieser Wanderungen ist naturgemäß das Licht, doch kommen die Lage der Nährschicht und die Wärmeverhältnisse wohl bestimmend hinzu. Die einzelnen Arten verhalten sich dabei sehr verschieden. Die Ausdehnung der Vertikalbewegungen ist eine nach den Arten und den Orten sehr wechselnde, sie kann von $^1/_2$ bis zu 40 m steigen.

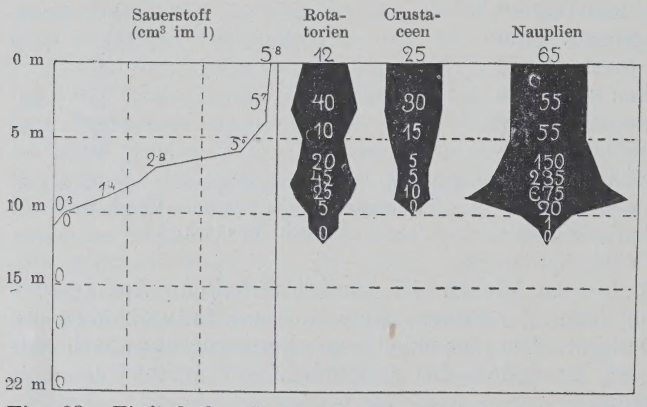


Fig. 88. Einfluß des Sauerstoffgehalts des Wassers auf die Verteilung des Planktons im Mendotasee in Canada. Nach Juday von Ruttner.

Sommer und Winter sind dadurch unterschieden, daß es in der kalten Jahreszeit unter schneebedecktem Eise, auch in offenem Wasser, zu allgemeiner Durchmischung, zu einem mehr oder weniger ausgeprägten Fehlen der Schichtung kommt. Unter schneefreiem Eise bleibt dagegen eine Schichtung bestehen, und es finden auch Vertikalwanderungen statt (Fig. 90 u. 91). Durch Entfernung der Schneedecke auf dem Eise kann man sie bisweilen auslösen. Im Frühling und Herbst ändern sich die Verhältnisse durch große Konvektionsströmungen. Nach der Frühlingsumwälzung nimmt unter der entstehenden Sprungschicht das Phytoplankton ab, während zunächst das Zooplankton noch gleichmäßig verteilt ist.

Jahreszeitliche Schichtungsänderungen können aber auch in mehr mittelbarer Abhängigkeit von der Temperaturperiode stattfinden, wenn sie nämlich eine Folge der Fortpflanzungsperiodizität sind. Bei den Diatomeen z. B. findet zu bestimmten Zeiten ein Absinken von Dauersporen

statt, zu anderen Zeiten ein Aufsteigen. Allgemein haben die verschiedenen Pflanzen- und Tiergruppen Wucherungsperioden, die jahreszeitlich einigermaßen bestimmt liegen. Besonders ausgeprägt pflegt z. B. bei den Diatomeen ein Frühlingsmaximum, etwas schwächer ein Herbstmaximum zu sein. Es gibt schließlich auch unperiodische Schwankungen. So kann insbesondere ein auf die Oberflächenschichten beschränktes Schizophyceenplankton sich sehr verschieden entwickeln, je nachdem ob ruhiges Wetter herrscht oder Winde wehen. Jenes führt zu Oberflächenausbreitung, dies zur Zerstreuung in die Tiefe.

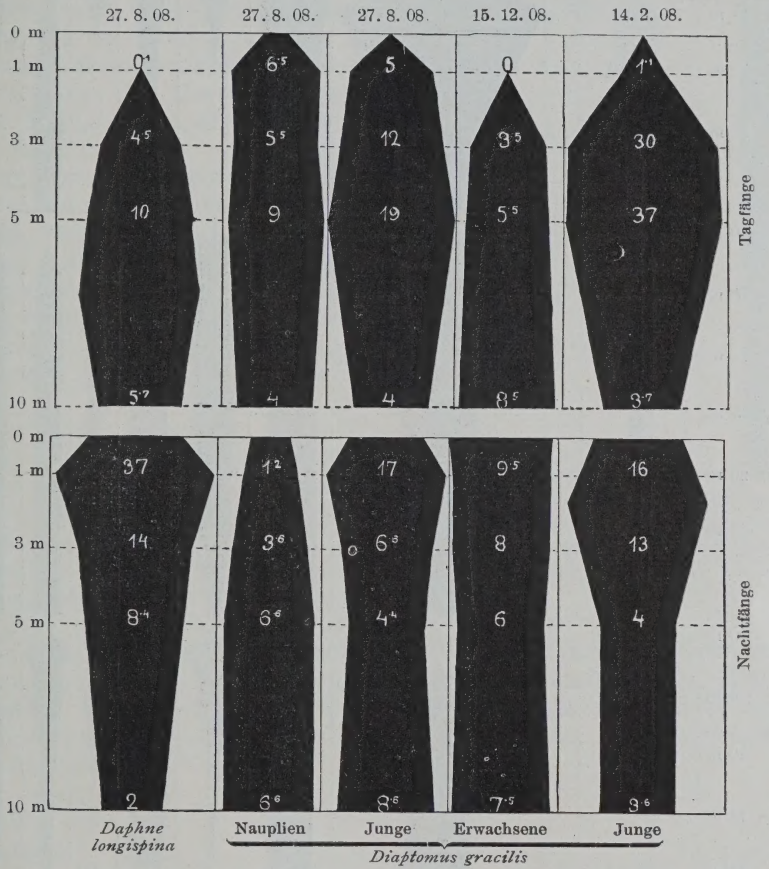


Fig. 89. Tiefenverteilung von Crustaceen im Lunzer Untersee bei Tag und bei Nacht. Nach Ruttner.

Neben dem Plankton des offenen Seewassers verdienen hier auch die Fische noch eine kurze Erwähnung. Die große Mehrzahl der Fische lebt in Ufer- und Bodennähe, aber die lachsartigen *Coregonus*-Arten, die Maränen, Felchen, Renken gehören dem freien Wasser an und sind Planktonfresser (Fig. 92).

Die zweite, in tiefen Seen sehr ausgedehnte Hauptschicht, die in flachen Seen allerdings fehlt, die pflanzenleere, lichtarme oder lichtlose Schicht unterhalb der eigentlichen Planktonzone, wurde vielfach als unbelebt (azoisch) bezeichnet. In der Tat ist sie sehr arm; hauptsächlich

sind vereinzelte Copepoden in ihr gefangen worden. Aber es kann nicht bezweifelt werden, daß Bakterien auch dort allgemein verbreitet sind.

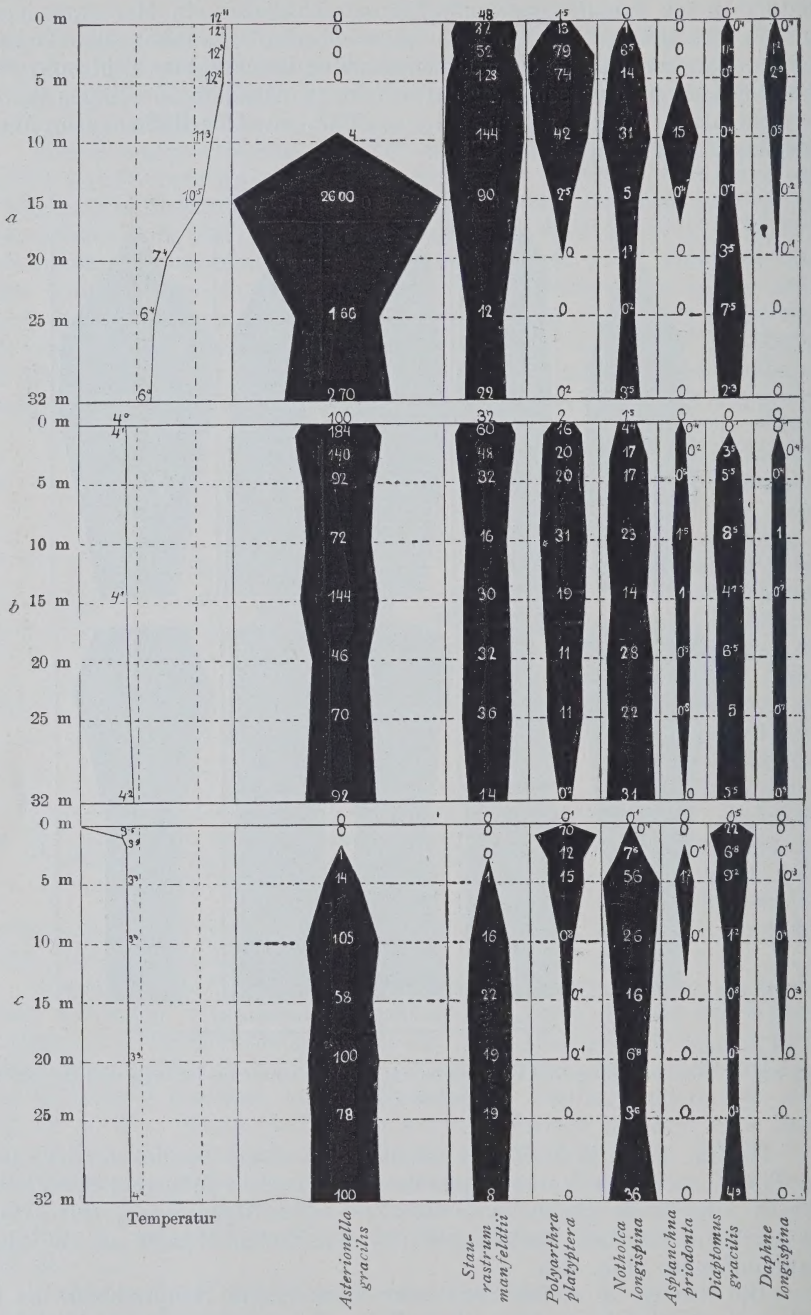


Fig. 90. Veränderung der Temperatur- und Planktonschichtung im Lunzer Untersee vom Ende der Sommerstagnation (*a*) durch die Zeit der Vollzirkulation (*b*) bis zur Winterstagnation. Nach Ruttner.

Im Gegensatz dazu entwickelt sich ein oft reiches Tierleben am Seeboden. Das Wasser ist dort regungslos, lichtlos und von niederer, beständiger Temperatur. Nahrung fließt von oben her in Gestalt planktogener Detritusmassen dauernd zu. Besonders eigentümlich ist auch das Bodenmaterial, das man mit dem schwedischen Worte Gyttja bezeichnet. Es ist ein feiner, zum großen Teil koprogener, d. h. bereits durch den Darm von Tieren gegangener Schlamm, dessen Bestandteile im übrigen wechseln können, so daß man Unterarten, z. B. Diatomeengyttja, Chitingyttja usw. unterscheidet. Hier entsteht also eine besondere, die sogenannte profunde Fauna. Eine derartige Sonderstellung allerdings, wie sie die Tiefseefauna des Meeres einnimmt, hat diese nun nicht. Jene wunderbaren Anpassungen an das Tiefenleben, wie wir sie dort kennen, kehren, soweit wir bisher wissen, nur in einem ganz besonderen Falle in schwacher Annäherung wieder, nämlich in dem über 1300 m tiefen Baikalsee, in dessen etwa unter 200 bis 300 m beginnender „abyssaler" Zone Tiere mit rückgebildeten Augen und sehr langen Tastern sowie durchsichtige Gammariden vorkommen. Was wir als profunde Fauna bezeichnen, die Fauna, welche alle gut bekannten tieferen Seen Europas an ihrem Grunde haben, setzt sich aus Organismen zusammen, die im ganzen entweder denen des oberen pflanzenbewachsenen Seegrundes, selbst der Uferzone entsprechen, oder doch auch anderwärts an manchen Orten vorkommen. Allerdings treten die einzelnen Arten gewöhnlich in deutlich abweichenden Varietäten auf. So sind von den Mollusken z. B. die Pisidien meist auffallend klein und haben sehr dünne, zarte Schalen. Manche Würmer und Krebse erscheinen in Kümmerformen. In besonderen Varietäten finden sich auch die blinden Höhlenkrebse *Asellus cavaticus* und *Niphargus puteanus*. Überraschende Erscheinungen sind die sogenannten Relikte in den baltischen Seen, Krebse mariner Verwandtschaft, von denen später (S. 207) noch ausführlich die Rede sein soll.

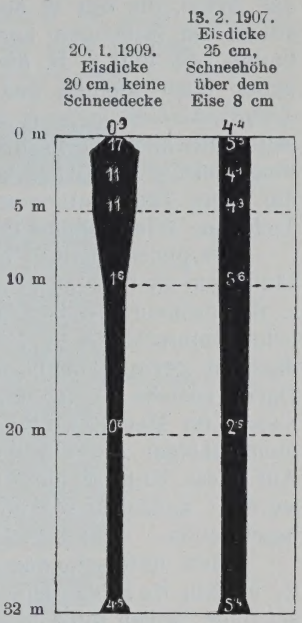


Fig. 91. Tiefenverteilung von *Diaptomus gracilis* im Lunzer Untersee bei schneefreier und schneebedeckter Eisfläche. Nach Ruttner.

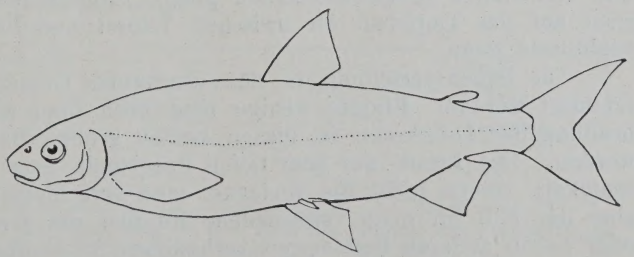


Fig. 92. *Coregonus fera*, Bodenrenke. Nach Pappenheim.

Einen großen Teil der Bevölkerung bilden Arten, die nichts Auffallendes haben, Tiere, die auch das flache Wasser, wo es schlammigen Grund hat, überall bewohnen, insbesondere Tubificiden und Chironomidenlarven. Man hat sie als eurybath bezeichnet, das heißt etwa: Große Tiefenunterschiede ertragend.

Ihrer physiologischen Beschaffenheit nach müssen sie eurytherm sein, denn die Wärmeverhältnisse, denen eine solche Art in den oberen Wasserschichten ausgesetzt ist, weichen ja stark von denen der Tiefen ab. Im Gegensatz dazu steht die Gruppe der „stenothermen Kaltwassertiere", der eigentlich charakteristischen Tiere der Seegründe. Es sind das Arten, die nur in stets kaltem Wasser zu leben vermögen und sich außer am Seeboden auch in kalten Quellen und Hochgebirgsbächen finden. So lebt z. B. die früher erwähnte stenotherme *Planaria alpina* neben einer kleinen und sehr durchsichtigen Varietät des eurythermen *Dendrocoelum lacteum* in der Tiefe des Vierwaldstädter Sees. Andererseits sind auch die nordischen „maringlacialen" Relikte stenotherme Kaltwasserformen. Für das bekannteste von ihnen, *Mysis relicta*, soll 14° C die obere Temperaturgrenze sein. Dieser Krebs lebt im Sommer in der Tiefe, im Winter nahe dem Ufer.

Vergleicht man in bezug auf die Bevölkerung einer solchen Wassersäule, wie sie hier kurz beschrieben wurde, verschiedene Seen miteinander, z. B. norddeutsche Tiefebenenseen mit Alpenseen, so findet man wesentliche Unterschiede in bezug auf die oberste Zone, die des Planktons, dagegen geringe in bezug auf die tiefste, das Tierleben des Bodens. Darin besteht wieder eine gewisse Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Meere, wo auch die Tiefsee im ganzen viel einförmiger und gleichmäßiger als die durchlichteten Oberflächenschichten besiedelt ist. Auf diese Unterschiede von See zu See soll später noch eingegangen werden; zunächst sei die Bevölkerung eines Sees im einzelnen weiter beschrieben.

Man unterscheidet gewöhnlich drei Hauptbezirke des Lebens in einem See, das Ufergebiet, das wir auch hier wieder als Litoral bezeichnen wollen (obwohl der Sprachgebrauch hier ebenso wenig wie beim Meere ein feststehender ist), das durch den Besitz bodenständiger höherer Pflanzen ausgezeichnet ist und bis zu etwa 30 m, selten tiefer, manchmal nur halb so tief oder noch weniger hinabgeht; das Tiefengebiet, welches den soeben beschriebenen tieferen Seegrund, die sogenannte profunde Region umfaßt; das Gebiet des freien uferfernen Wassers. An eine scharfe Abgrenzung ist natürlich wieder nicht zu denken. Am ehesten kann man, gerade wie im Meer, auch hier wieder da eine bestimmte Grenze ziehen, wo der Pflanzenwuchs aufhört. Doch ist hervorzuheben, daß die Abgrenzung nach der Uferflora nicht mit der zwischen Uferfauna und Tiefenfauna zusammenzufallen pflegt. Man unterscheidet mit Rücksicht auf das Tierleben oft zwischen Litoral und Profundal noch eine sublitorale Zone.

Die Lebensverteilung in den uferfernen Gebieten ist bereits geschildert worden. Einiges wenige mag noch über die horizontale Ausbreitung der Lebewesen in diesen beiden großen Bezirken hinzugefügt werden. Das Leben auf dem tiefen Seegrunde zeigt meist große Eintönigkeit, sofern nicht die Bodenart eine verschiedene ist. Wenn das aber der Fall ist, wenn verschiedene Formen der Gyttja nebeneinander oder neben anderen Bodenarten vorkommen, so bedingen diese eine entsprechende Gliederung der Tierverteilung. Wir wollen auf diese Abhängigkeit von „edaphischen" Faktoren hier nicht weiter eingehen. Auch die Verteilung des Planktons in den oberflächlichen Wasserschichten ist nicht immer eine gleichmäßige. Besonders nach dem Ufer zu treten Veränderungen ein. Man spricht von einer Uferflucht des Zooplanktons (Fig. 93) und bezeichnet damit die Erscheinung, daß in einigem Abstande

vom Ufer das Plankton des offenen Sees stark abnimmt. Die Ursache davon scheint in den vertikalen Wanderungen zu liegen. Wo das Wasser zu flach wird, um deren vollständige Ausführung noch zu ermöglichen, verschwinden die Tiere, und zwar um so früher, je tiefer sie zu wandern pflegen. Im Gegensatz dazu können gewisse, sehr wenig vertikal wandernde Formen in Ufernähe überwiegen. Charakteristisch ist auch, daß das tierische Plankton oft das Ausströmungsgebiet des Sees meidet.

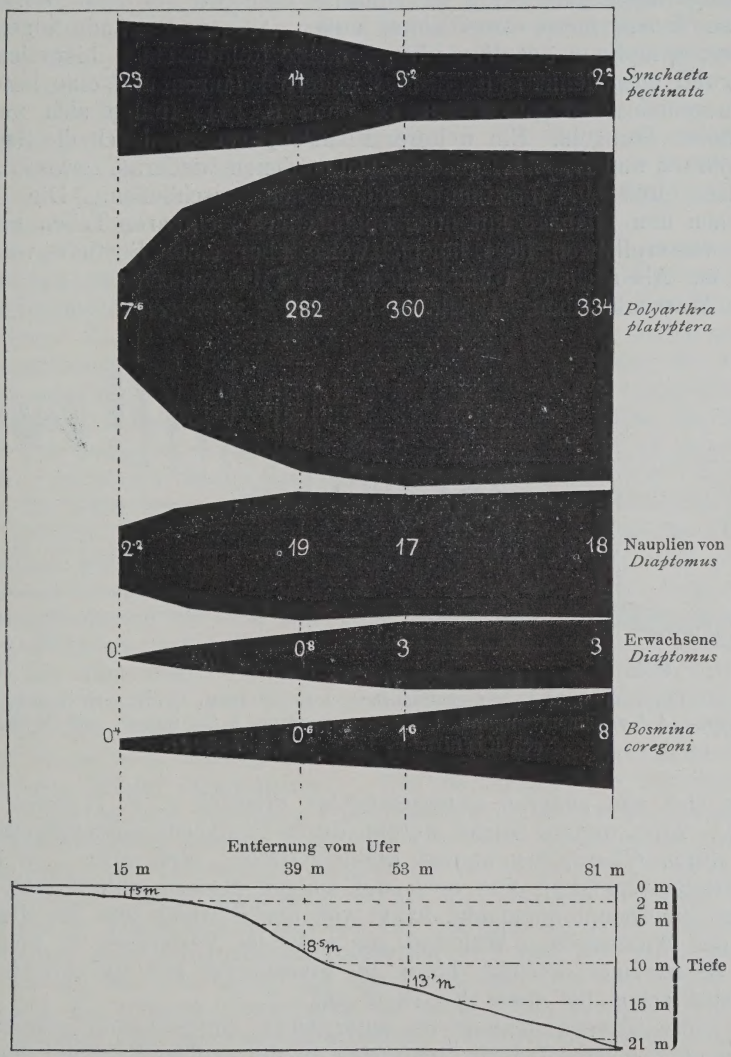


Fig. 93. Horizontale Planktonverteilung in 1 m Tiefe am Südufer des Lunzer Untersees am 19. 2. 1913 6^h morgens unter Eis. Nach Ruttner.

Die Grenze zwischen Wasser und Land ist an Seen insofern bestimmter als beim Meere, als es keinen Wasserstandswechsel mit den Gezeiten gibt, unbestimmter aber insofern, als die Wasserverdunstung jahreszeitliche Wasserstandsunterschiede bedingt, und noch mehr, weil bei der Ruhe, welche im allgemeinen das Wasser in Seen genießt, die

allmähliche Überleitung zum Lande durch pflanzenreiche versumpfte Gebiete möglich ist, die an Meeresküsten im allgemeinen nicht stattfindet. In bezug auf die Vegetation gibt es einen stetigen Übergang vom Lande über den Sumpf zum See, der bald mehr bald weniger deutlich ausgeprägt ist.

Wenn wir, von den Uferpflanzen absehend, mit jenen Sumpfpflanzen beginnen, die wenigstens mit ihrer Basis im Wasser stehen, so haben wir längs des Seeufers (Fig. 94) zunächst Röhrichte von *Phragmites communis*, denen, meist etwas weiter außen, *Scirpus*-Bestände folgen. An flachen, sumpfigen Seeufern können dichte Rohrbestände bisweilen kilometerweit ausgedehnt sein. Einige andere Pflanzen und eine besondere Lebensgemeinschaft von Tieren (s. oben S. 131) finden sich zwischen den hohen Stengeln. Ein weiterer Pflanzengürtel ist durch die Seerosen, *Nymphaea* und *Nuphar*, gekennzeichnet, denen wiederum gewisse andere Pflanzen und eine bestimmte Fauna sich anschließen. Die Grenze zwischen den Pflanzen mit noch oberflächlich sichtbaren Teilen und den Unterwasserpflanzen liegt beispielsweise über einer Seetiefe von etwa 2—4 m. Als nächster Gürtel folgen nun Pflanzenbestände, welche ganz unter Wasser bleiben. In ihnen herrscht *Potamogeton* vor. Daneben

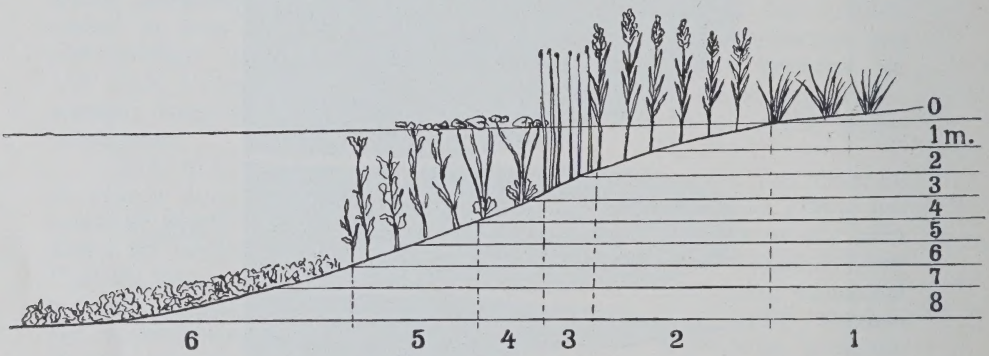


Fig. 94. Pflanzenzonen an einem Seeufer. 1 Gräserzone, 2 *Phragmites*zone, 3 *Scirpus*zone, 4 Nymphaeaceenzone, 5 *Potamogeton*zone, 6 Characeen- und Mooszone. Nach Kirchner, Löw und Schröter.

findet sich von anderen untergetauchten Pflanzen z. B. *Helodea canadensis*. Zwei weitere Gürtel werden durch Characeen eingenommen, der eine durch *Chara*, der andere durch *Nitella*. Von etwa 7 m an ist die Nitellenvegetation nur noch mit einigen Moosen untermischt. Wie tief sie überhaupt hinabgeht, hängt von der Klarheit und Durchsichtigkeit des Wassers ab. Während sie z. B. im Vätternsee in Schweden über 30 m Tiefe erreicht, hören im Starnberger See die Armleuchtergewächse schon bei etwa 12—13 m auf.

Diese Zoneneinteilung ist naturgemäß einigermaßen schematisch, ändert auch gelegentlich ab, trifft aber in der großen Mehrzahl der Seen recht gut zu. Man kann auch nach den Microphyten, grünen und blaugrünen Algen, Diatomeen usw. Zonen abgrenzen, die zum Teil schon oberhalb der *Phragmites*-Bestände beginnen, zum Teil noch unter die Characeen hinabgehen. So schließt sich an diese oft noch eine Grünalgenzone an, der dann in stark gedämpftem Licht meist nur noch Diatomeen, Osillatorien und Schwefelbakterien folgen. Obwohl auch diese mit zunehmender Tiefenfinsternis bald verarmen, hat man doch im Boden-

see selbst in 240 m Tiefe noch eine Diatomeenart lebend gefunden. Schließlich zeigt, wie gesagt, auch die Fauna eine selbständige zonale Gliederung. Im Fursee in Dänemark z. B. hebt sich eine obere Zone mit reichem Tierleben von einer etwa bei 8 m beginnenden ärmeren, und diese wieder von der schon früher besprochenen eigentlichen Tiefenzone ab.

Von den Lebensgemeinschaften der pflanzenreichen Ufergebiete war früher die Rede (S. 130), es sei nur noch darauf hingewiesen, daß auch wieder ein eigenes Plankton, ein Uferplankton im engsten Sinne, dazu gehört, und daß die Fische, wie es ihre Ernährungsbedingungen mit sich bringen, ihr Hauptgebiet in der Nähe des Ufers haben. Die „Friedfische" nähren sich dort von Insektenlarven u. dgl., wie sie massenhaft zwischen den Pflanzen leben, die Raubfische, wie der Hecht, stellen den Friedfischen nach. In der kalten Jahreszeit geht der ganze Fischbestand mehr auf den Boden in ein paar Meter Tiefe hinab, entfernt sich aber auch dann meist nicht weit vom Ufer.

Daß zumal in unseren Breiten die Bevölkerung eines Sees einem jahreszeitlichen Wandel von fester Gesetzmäßigkeit unterliegt, ist ja selbstverständlich und wurde in bezug auf das Plankton schon besprochen. Es ist auch schon früher gezeigt worden, wie die Entwicklung der einzelnen Arten (S. 16) und wie die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften (S. 103) mit dem Wechsel der Jahreszeiten zusammenhängt. Aus diesen Dingen folgt in der Hauptsache das, was über die Periodizität, die zeitliche Verteilung der Organismen im See zu sagen sein würde. Nicht nur Temperatur und Licht unmittelbar, sondern besonders auch das Entstehen einer Eisdecke bedingt den Bevölkerungszustand des Wassers. Sie dämpft nicht nur das Licht zum Nachteil des Pflanzenplanktons beträchtlich ab, sondern vor allem führt sie auch zu einer Sauerstoffverarmung, die teils auf der mangelnden Zufuhr, teils auf der Sauerstoffzehrung im Grundschlamm, teils auf zu geringer Produktion durch Pflanzen beruht.

Die allgemeine Verödung während des Winters läßt sich ja in bezug auf die Flora und Fauna der Ufergürtel leicht beobachten. Verarmung tritt auch im Plankton ein. Aber in dieser Lebensgemeinschaft ist es doch ziemlich auffallend, daß keineswegs nur negative Merkmale den Winter kennzeichnen. Wie es ausgeprägte Sommerformen gibt, so gibt es auch besondere Winterformen. Beispielsweise kennzeichnen den Sommer neben anderen Flagellaten *Ceratium hirundinella*, bestimmte Rotatorien, von Crustaceen *Diaphanosoma*, *Leptodora*, *Bythotrephes* und gewisse *Cyclops*-Arten (Fig. 86, 87, 99). Zu den, allerdings weniger zahlreichen, Winterformen gehören das zierliche *Gymnodinium tenuissimum* und andere Flagellaten, Infusorien und von Rotatorien besonders *Notholca*-Arten. In bezug auf das Leben am Ufer macht sich oft im Frühling die stärkere Erwärmung der nach Süden gelegenen Ufer deutlich geltend. Besonders charakteristische Unterschiede in der Besiedelung des Grundes zeigen einerseits die Zeit von Ende März bis Ende April, wo die Mückenlarven der Seetiefe kurz vor der Verpuppung stehen, andererseits die Zeit von Ende Juli bis Anfang September, wo die Pflanzenwelt am üppigsten entwickelt ist und die Fäulnisvorgänge am Seegrunde am stärksten sind.

Vergleicht man verschiedene Seen ein und desselben Gebietes — meist liegen ja die Seen mehr oder weniger gruppenweise zusammengeschart —, so findet man naturgemäß im großen und ganzen übereinstimmende Be-

siedelungsweisen. Aber keineswegs immer. So hebt sich z. B. der Schaalsee unter den mecklenburgisch-holsteinschen Seen durch den Besitz der großen Maränen (*Corregonus maraena*) deutlich hervor. Vergleicht man die Seen verschiedener Gebiete von wesentlich verschiedenem geographischen Charakter, etwa die norddeutschen Seen mit denen der Voralpen, denen der Hochalpen oder denen Schwedens, so treten oft bedeutende Unterschiede hervor. Es ist nicht sowohl die geographische Lage als solche, sondern vielmehr der Bau des Seebeckens und die Ernährung des Sees durch Zufuhr und durch Planktonproduktion, was diese Unterschiede bedingt. Die Höhenlage spielt allerdings auch eine wesentliche Rolle. Man hat drei Haupttypen von Seen unterschieden, die oft sehr deutlich

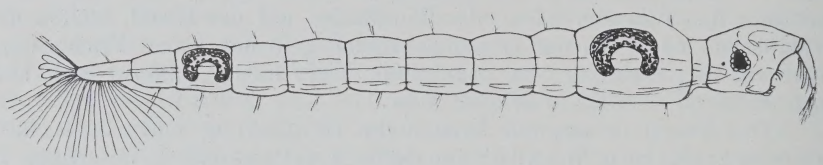


Fig. 95. Larve von *Corethra plumicornis*. Orig.

ausgeprägt sind, wenn schon Übergänge zwischen ihnen natürlich vorkommen. Zwei von diesen Typen, der oligotrophe (nährstoffarme) und der eutrophe (nährstoffreiche), werden als Klarwasserseen zusammengefaßt und dem dritten, für sich allein die Gruppe der Braunwasserseen bildenden dystrophen Typus (Typus der Humusseen) gegenübergestellt.

Der oligotrophe Typus findet sich besonders in den Alpen und Voralpen. Die Seen sind tief und besitzen ein nur schmales Ufer. Sie sind arm an Pflanzennährstoffen und entbehren der Humusstoffe. Ihr Sauerstoffgehalt ist stets und überall groß. Sowohl Uferpflanzen wie Plankton finden sich in geringen Mengen. Artenreich ist die Tiefenfauna, die sich durch Chironomidenlarven der sogenannten *Tanytarsus*-Gruppe kennzeichnet, während *Corethra*-Larven (Fig. 95) stets fehlen. Häufig finden sich an die Tiefe gebundene *Corregonus*-Arten (Maränen, Felchen, Renken).

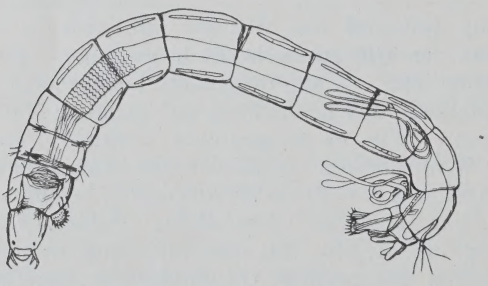


Fig. 96. Larve von *Chironomus* spec. mit Kiemenschläuchen am Hinterleib. Nach Meinert.

Der eutrophe Typus kommt besonders in Norddeutschland vor. Solche Seen sind flacher und haben eine breite Uferzone. Das Wasser ist reich an Pflanzennährstoffen und an Kalk, aber auch arm an Humusstoffen. Detritus, der hier aus Plankton entsteht, ist reichlich und bildet durch Ablagerung fäulnisfähigen Schlamm (Gyttja). Sauerstoff ist in der Tiefe wenig vorhanden. Uferflora und Plankton entwickeln sich reich, Wasserblüten sind häufig. Die artenarme aber individuenreiche Tiefenfauna ist durch *Chironomus*-Larven mit Blutkiemen (Fig. 96) gekennzeichnet. Auch *Corethra*-Larven sind fast stets vorhanden. Corregonen der Tiefe finden sich nur ausnahmsweise.

Der dystrophe Typus findet sich z. B. in Schweden. Die Seen sind flach, in mooriger Umgebung gelegen, nährstoffarm und kalkarm,

aber reich an Humusstoffen. Die Tiefenablagerung ist Torfschlamm (Dy). Die Entwicklung der Uferflora ist gering, das pflanzliche Plankton ist arm, Wasserblüten fehlen fast ganz. Die Tiefenfauna ist sehr arm, eine *Chironomus*-Fauna, manchmal fehlt sie ganz. *Corethra* pflegt vorzukommen. Tierisches, durch Humusstoffe ernährtes Plankton ist oft sehr reich. Tiefencorregonen fehlen.

Diese Übersicht, ob sie schon noch einigermaßen schematisch sein mag, zeigt, welche Faktorengruppen die Besiedelung der einzelnen Seen bestimmen und Unterschiede in verhältnismäßig kleinem Raum hervorrufen. Unterschiede ganz im großen werden naturgemäß auch hier durch die verschiedenen Klimate bedingt. Ganz im allgemeinen lassen sich recht wohl die arktischen Seen einerseits, die tropischen andererseits von denen der gemäßigten Zone unterscheiden. Arktische Seen zeigen in mancher Hinsicht die Merkmale des Winterzustandes unserer einheimischen Seen, tropische die des Sommerzustandes. Hochgelegene tropische Seen ähneln unsern einheimischen sehr. Jahreszeitliche Unterschiede fehlen auch in den Tropen nicht ganz. Auf die geographischen Unterschiede der Besiedelung der Seen komme ich noch zurück.

Vieles von dem, was im vorhergehenden über die Seen, insbesondere was über ihre Uferzonen gesagt wurde, trifft ohne weiteres auch für die stehenden Kleingewässer, wie Teiche, Gräben, Sümpfe, Moore, weniger für Tümpel und Pfützen, zu. Dieselben Gewässertypen im kleinen oder eigentlich eine Wiederholung der Verhältnisse in ihren Uferzonen finden wir hier. Aber die Abhängigkeit des Gesamtzustandes eines solchen Gewässers von den Bedingungen seiner engeren Umgebung, wie sie bei der Unterscheidung der drei Seetypen in großen Zügen vor Augen trat, ist naturgemäß hier noch eine viel stärkere. Als Beispiel für die Einflüsse der engeren Umgebung auf weniger große Gewässer seien die Hauptformen der hochalpinen „Seen", die sich biologisch gut voneinander abheben, hier aufgezählt. Man unterscheidet: Stark sonnige in offenem Weideland, sonnenarme zwischen hohen Bergflanken, solche zwischen öden Trümmer- und Geröllhalden und, von allen die unwirtlichsten, Moränengewässer zwischen Schnee- und Eiswänden.

Gewisse Umstände, die bei Seen nicht mitwirken, bestimmen bei den Kleingewässern die Besiedelung in besonderer Weise. Ich habe darüber bereits bei der Besprechung der Lebensgemeinschaften (S. 130f.) einiges gesagt, was ja hier unmittelbar wiederholt werden könnte, weil der Inhalt eines kleinen Gewässers mehr oder weniger als eine einzige Lebensgemeinschaft betrachtet werden kann. Vielbesprochen ist, was die Organismenverteilung in Seen und Teichen betrifft, die merkwürdige Erscheinung, daß bei den Cladoceren ein Zusammenhang zwischen der Größe ihrer Wohngewässer und ihrer Sexualität vorkommt. Je nachdem, ob bei diesen sich vorwiegend parthenogenetisch fortpflanzenden Tieren nur einmal im Jahr oder öfter befruchtungsbedürftige Dauereier auftreten, unterscheidet man monozyklische und polyzyklische Arten. Letztere leben vorwiegend in kleinen und kleinsten, erstere in großen Gewässern, wohl entsprechend dem Grade der Gefährdung an den betreffenden Standorten, wogegen die Dauereier einen Schutz darstellen. Die Sexualitätsunterschiede sind erbliche Merkmale der Arten, entstanden vermutlich unter dem Einfluß der nach der Größe der Gewässer verschiedenen Ernährungsbedingungen, denn das Auftreten der Dauereier kann noch jetzt durch die Ernährung beeinflußt werden. Ungünstige Ernährungsverhältnisse fördern das Eintreten der Sexualität und umgekehrt.

Im ganzen gibt die Verteilung dieser kleinen Lebenseinheiten durch das Land ein noch wesentlich abwechslungsreicheres Bild als die der Seen. Die Rolle des Zufalls in ihrer Besiedelung tritt stark hervor. Bodenart, Pflanzenwuchs, Umgebung, Zuflüsse, Besonnung, Benutzung durch Menschen und Tiere, Witterung — das alles bestimmt in jedem einzelnen Teich, Tümpel oder Graben den biologischen Zustand in ganz individueller Weise. So stellen sich in der Verteilung des Süßwasserlebens die Kleingewässer als mehr oder weniger unzusammenhängende Punkte dar, die überallhin verstreut sind.

C. Die Grenz- und Übergangsgewässer.

Meer- und Süßwasser, so verschieden in den Faktoren, mit denen sie auf die Lebewesen verteilend einwirken, noch auffallender verschieden in den Faunen und Floren, die sie erfüllen, sind doch nicht scharf voneinander getrennt. Süßwasser strömt unablässig dem Salzwasser zu, und so gibt es notwendig Zwischengebiete, wo weder das eine noch das andere herrscht, sondern ein brackisches Gemisch. Es gibt auch Zwischengebiete in bezug auf die Bewegungsweisen, Meeresteile, in denen die Bewegung eines Stromes, Strommündungen, in denen die Gezeitenbewegung des Meeres vorherrscht.

Die Verteilung der Organismen in solchen Grenz- und Übergangsgewässern muß um so merkwürdiger sein, weil die doppelartigen Bedingungen auf doppelartige Tier- und Pflanzenbestände einwirken. Es ist weiter von vornherein anzunehmen, daß hier, wo gewisse Lebensbedingungen ihren äußersten Grenzwert erreichen, besonders klar die Abhängigkeit der Organismen von ihnen ins Auge fallen wird. Schließlich hat es ein hervorragendes Interesse für die Geschichte der Süßwasserfauna, in welcher Weise sich Meeresorganismen in das Süßwasser vorschieben. Denn die flachen brackischen Buchten an den Küsten und die Strommündungen sind ja aller Wahrscheinlichkeit nach die Wege, auf denen die Mehrzahl der Bevölkerung des Süßwassers in ihren gegenwärtigen Lebensbereich eingedrungen ist.

Als Beispiele für die Verteilung der Organismen in derartigen Gebieten mögen zwei Fälle von den Meeresgrenzen Deutschlands dienen, die als typische Fälle betrachtet werden können, ein flaches, durch reichlichen Zustrom stark ausgesüßtes Meer, die Ostsee, und ein Strom, der in ein von Tiden bewegtes Meer mündet, die Elbe. Wie die Bedingungen in solchen Grenzgebieten umgestaltend auf Organismen wirken können, wurde schon oben (S. 10) besprochen, ebenso, welcher Art Lebensgemeinschaften sich dort zusammenfinden (S. 90). Hier wird es sich darum handeln, den Weg zu verfolgen, auf dem die vom Binnenlande herkommenden Wasserteile ins Meer übertreten, und festzustellen, welchen Organismen, und wo und in welchen Mengen sie ihnen auf dem Wege begegnen.

Flora und Fauna der westlichen Ostsee haben einen marinen Charakter, um so ausgeprägter, je mehr man sich durch das Kattegat der Nordsee nähert. Im Gegensatz dazu finden sich am Nordende des bottnischen Meerbusens ausschließlich Süßwasserpflanzen und eine entsprechende Tierwelt. Man kann mehrere Hauptzonen unterscheiden, aus denen besonders das Verhalten der Fische gut bekannt ist, die aber auch für die niederen Tiere ihre Gültigkeit haben. Die erste geht von den dänischen Inseln, vom Sund und den Belten aus bis an die Linie Südost-Schonen-Ost-Rügen, die zweite bis zur Linie Nordwest-Esthland-Nord-Gotland und

-Öland, die dritte bis ans Ende des finnischen und bottnischen Meerbusens.

In dem westlichen Teil der Ostsee leben viele Meerestiere, die in den beiden anderen nicht mehr vorkommen. Von niederen Tieren gehen z. B. die marinen Schwämme, Ascidien und Aktinien höchstens bis Rügen. Von Fischen kommen hier 96 Arten vor, davon 37 nur in diesem Teil der Ostsee, nicht mehr in den beiden anderen. Im mittleren Teil leben 60 Arten Fische, davon ständig und häufig 36, während 9 nur im Brackwasser und den Haffen vorkommen. 5 Arten Süßwasserfische treten häufig im Meere auf, was in der westlichen Ostsee gar nicht geschieht. So hat diese mittlere Zone eine Fischfauna, die fast zu gleichen Teilen aus marinen und brackischen oder Süßwasserarten zusammengesetzt ist. Der dritte Abschnitt, die nordöstliche Ostsee, schließlich hat 54 Arten, wovon 29 ständig und häufig vorkommen und 5 nur in diesem Teil der Ostsee sich finden. Während in den beiden anderen Abschnitten die Buchten und Flußmündungen eine besondere Bevölkerung aufwiesen, ist dieser Unterschied hier aufgehoben. Das ganze Gebiet hat die Merkmale eines Brackwassersees. Der Salzgehalt in den finnischen Gewässern beträgt im äußersten Teil 6 ‰, in den innersten Bezirken des bottnischen und des finnischen Busens 2 ‰. Unter den 29 Fischen sind 16 Brack- und Süßwasserfische. Von 68 Arten echter Seefische der westlichen Ostsee kommen nur noch 20 vor, davon nur 7 noch als häufige Standfische. Die Beschränkung gewisser Fischereien Finnlands, insbesondere derer auf Sprotten, Flunder, Steinbutt und Dorsch auf die südwestlichen finnischen Küstengewässer zeigt deutlich, wie diese Fische mit abnehmendem Salzgehalte schwinden. Charakteristisch ist es andererseits, daß längs der ganzen finnischen Küste Hering und Hecht nebeneinander gefischt werden. Stenohaline Fische zeigen also, daß hier eine Grenze liegt, euryhaline, daß hier ein Übergang stattfindet.

In der Elbmündung haben sich die ersten biologischen Anzeichen von der Annäherung an das Meer 125 km oberhalb Cuxhavens gefunden, 22 km oberhalb von Hamburg, wo zuerst ein später massenhaft auftretender Spaltfußkrebs, *Neomysis vulgaris,* beobachtet wurde. Dieser Punkt liegt etwa 75 km oberhalb der Salzwassergrenze, aber noch im Bereich der Tidenwirkung, die hier weit ins Süßwasser hinaufdringt. Bei Hamburg selbst lebte eine Varietät eines *Gammarus*, der dem Salzwasser angehört, in großen Mengen. Von Fischen tritt der Butt (Flunder) als dauernder Bestandteil der Fauna auf. Ferner erscheint nun die früher (S. 90) erwähnte Planktongemeinschaft, die durch den Copepoden *Eurytemora affinis* und die Diatomee *Coscinodiscus subtilis* gekennzeichnet wird.

Alle diese Organismen leben im Süßwasser, leben aber auch im Brackwasser noch weit stromabwärts, sie gehen dagegen außer dem Butt nicht in die See, ins eigentliche Salzwasser hinaus. Dagegen scheinen sie durch das Vorkommen von Ebbe und Flut nach oben begrenzt zu werden, obwohl nicht leicht zu sagen ist, inwiefern. Es gibt aber auch Organismen, welche das Gebiet wenigstens zeitweise brakischen Wassers nicht oder kaum überschreiten. An den Ufersteinen tritt *Euteromorpha*, bald darauf *Balanus* und eine Amphipodenart, *Corophium lacustre*, auf. Im flachen Wasser finden sich mehr und mehr Garneelen (*Crangon*). Bei Glückstadt, mitten zwischen Hamburg und Cuxhaven, sind diese neuen Formen in der Fauna und Flora der Elbe schon reich vertreten, während die Süßwasserarten schwinden. Die für das Süßwassertidengebiet sehr

charakeristischen Laichkräuter (*Potamogeton*) verlieren sich, während längs der Ufer *Cordylophora* dauernd wohl entwickelt bleibt, dieser Hydroidpolyp, der etwa vom Kaiser-Wilhelm-Kanal an stromaufwärts bis über Magdeburg hinausgeht.

Unterhalb des Kaiser-Wilhelm-Kanals ist die Zunahme an marinen Arten eine schnelle und beträchtliche, so daß in der Breite von Cuxhaven eine völlig andersartige Fauna und Flora gefunden wird. Als bezeichnende Uferformen treten etwas oberhalb dieser Stadt Blasentang (*Fucus vesiculosus*) und Mießmuscheln (*Mytilus*) auf. Das Plankton wird mehr und mehr dem Küstenplankton der Nordsee ähnlich. Das Tierleben auf den Watten, das unterhalb Hamburgs zunächst Süßwasserformen, Schnecken, Erbsenmuscheln (Sphaeriiden), Schlammwürmer (Tubificiden) usw. aufwies, dann mehr und mehr verarmte, bekommt die den Nordseewatten eigentümliche Beschaffenheit (s. oben S. 129). Die für die ganze Niederelbe so regelmäßige Erscheinung der *Cordylophora* wird durch *Obelaria gelatinosa* ersetzt, der sich schließlich in der „Außenelbe" unterhalb Cuxhavens auch andere Hydroidenarten hinzugesellen können.

Die große Bedeutung der Grenze unterhalb des Kaiser Wilhelm-Kanals scheint darauf zu beruhen, daß hier nicht nur der Salzgehalt höhere Grade erreicht, sondern besonders auch darin, daß hier die größten Salzgehaltsschwankungen stattfinden. Oberhalb davon nehmen diese Schwankungen ab, weil das Süßwasser, unterhalb weil das Salzwasser mehr und mehr vorzuherrschen beginnt. Es liegt aber auf der Hand, daß in einem Gebiet, wo mit Ebbestrom und Flutstrom das Wasser immerfort abwechselnd aufwärts und abwärts geführt wird, neben der Frage des Salzbedürfnisses die der Euryhalinie eine beherrschende Rolle spielt. Da nur wenige Arten so hochgradig euryhalin sind, wie es das Mischgebiet innerhalb der Mündung eines tidenbewegten Stromes verlangt, so kommt es in solchen Fällen, wie schon früher einmal erwähnt wurde, regelmäßig zu einer Verödung an Arten, bei allerdings massenhafter Entwicklung derjenigen wenigen, die hier noch leben können.

Wie diese Verödungszone, so zeigt auch die schon erwähnte besondere Lebensgemeinschaft der Süßwasserwatten deutlich, daß es bei den Fragen des Übergangs vom Süßwasser zum Meere nicht allein auf den Salzgehalt des Wassers ankommt. Die Verteilung der Organismen wird durch die Gezeitenbewegung in ebenso hohem Grade beeinflußt wie durch die allmähliche Zunahme des Salzgehalts. Andere Faktoren mögen noch hinzukommen.

3. Geographische Verbreitung der Lebewesen des Wassers.

Die Frage ist hier, inwiefern die Verteilung des Wassers und der verschiedenen Wasserarten über die Erde im einzelnen die Verbreitung der Tiere und Pflanzen bestimmt. Wir haben uns dieser Frage, zumal in den Beispielen des vorhergehenden Hauptabschnittes, schon mehrfach genähert, haben aber nur allgemein erörtert, wie in Meeren, Seen, Stromsystemen die Verbreitung der Organismen stattfindet und bedingt ist. Hier sollen nun die einzelnen Meere und die Binnengewässer der einzelnen Ländermassen in bezug auf die Organismenverbreitung in ihnen kurz betrachtet werden. Über die Pflanzen- und Tiergeographie des Wassers soll ein Überblick gegeben werden. Jedoch auch hier wieder hauptsächlich unter dem besonderen hydrobiologischen Gesichtspunkte. Es wird in erster

Linie gefragt, wie die allgemeinen hydrischen Faktoren der Organismenverteilung die tatsächliche besondere geographische Verbreitung bedingen.

Im großen und ganzen wird die geographische Verbreitung der Meerestiere und -pflanzen aus den physikalischen und chemischen Verhältnissen der Meere und ihrer Umgrenzung durch Landmassen recht gut verständlich, wie unten im einzelnen gezeigt werden soll. Für die Verbreitung der Lebewesen des Landes dagegen liegt der Schlüssel für das Verständnis weniger in der gegenwärtigen Umgebung als in der geologischen Geschichte der Erdoberfläche. Ganz besonders für die Tiere ist die historische Betrachtungsweise unumgänglich. Methodisch sind daher die Tiergeographie des Landes und die des Wassers einigermaßen verschiedene Aufgaben. Allerdings fehlt es in der Verbreitung der Meerestiere nicht ganz an Tatsachen, deren Erklärung allein aus der Erdgeschichte möglich ist, wie z. B. die Besiedelung der innersten Teile der Ostsee. Was aber das Leben im Süßwasser betrifft, so greifen da die geologischen Umstände fast ebenso tief ein wie bei dem des Landes. Daß es z. B. in Südamerika keine karpfenartigen Fische gibt, ist nur daraus verständlich, daß die Verbindung zwischen Nord- und Südamerika lange Zeit unterbrochen war. Daß in einer Anzahl baltischer Seen, sogenannten „Reliktenseen", Tiere von unzweifelhaft marinem Ursprung vorkommen, wird nur aus der neueren geologischen Geschichte des Ostseegebietes erklärbar. Daß der Baikalsee und der Tanganjikasee reich an ausgesprochen marinen Tierformen sind, muß ebenso historisch verstanden werden, wenn wir auch noch nicht wissen, wie. Mit der Besiedelung der Hochgebirgsbäche und den Fischwanderungen in den fließenden Gewässern Europas ist es nicht anders.

Bei dem Überblick, der im folgenden über die geographische Verbreitung der Organismen des Wassers gegeben werden soll, wird es notwendig sein, die Erdoberfläche in eine Anzahl Hauptgebiete und diese wieder in Untergebiete einzuteilen. Es wird sich zeigen, daß diese Gebiete in der Hauptsache durch die Temperaturzonen und durch die Verteilung von Wasser und Land bestimmt sind. Scharfe Grenzen zwischen solchen Gebieten zu ziehen, ist naturgemäß in vielen Fällen nicht möglich, zumal im Meere nicht. Sie mögen daher mehr als Wirkungsbereiche bestimmter hydrischer Faktorengruppen betrachtet werden, die peripher mit Nachbarbereichen verschwimmen. Die Kontinuität wird, der leichteren Verständlichkeit wegen, nur künstlich und manchmal sogar willkürlich unterbrochen.

Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, daß Biogeographie eigentlich eine umfassende und oft sehr ins Einzelne gehende Formenkenntnis voraussetzt. Wir werden uns, da wir sie nicht voraussetzen können, möglichst an Bekanntes halten müssen, selbst da, wo es nicht gerade das beste Material für die Durchführung des Gedankenganges ist.

A. Das Meer.

a) Die Tiefsee.

1. Die allozeanische Tiefsee (als einzige Unterabteilung des Abschnitts a).

Die tiefen Gründe der Ozeane sind uns nicht genau genug bekannt, als daß es uns möglich wäre, ein sicheres Urteil über die Tierverbreitung in ihnen zu fällen. Immerhin kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Einteilung des Meeres in bestimmte Regionen des Lebens, wie sie im folgenden wesentlich auf Grund der Flachwasserorganismen ausgeführt wird, auf die Tiefsee nicht ohne weiteres angewandt werden kann. Die grenzen-

lose Einförmigkeit der Lebensbedingungen, die ich geschildert habe, muß, so sollte man annehmen, zu einer großen Einförmigkeit der Besiedelung führen, so daß wir berechtigt wären, die Tiefsee durch eine horizontale Scheidung gerade so von allen anderen Regionen abzugrenzen, wie diese Regionen durch vertikale Scheiden voneinander.

Vieles spricht in der Tat dafür. So sind z. B., wie schon erwähnt, Arten von Tiefseefischen, insbesondere *Macruridae*, an Stätten von denkbar größter Entfernung wiedergefunden worden. Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, daß Fische großer Wanderungen fähig sind und sich verhältnismäßig leicht über gewaltige Gebiete ausbreiten können. Dennoch scheint es ebensowenig bei niederen Tieren wie bei Fischen an solchen von beschränkter Verbreitung zu fehlen. Ein Vergleich von sechs weitgetrennten Tiefenstationen des „Challenger", an denen zusammen 290 Arten gefangen waren, ergab, daß nicht eine einzige Art diesen sechs Stationen gemeinsam war. Und in allen Tiergruppen macht man die Erfahrung, daß das Wiederkehren derselben Arten in entlegenen Gebieten nichts weniger als die Regel ist.

Was dagegen doch als ein biologischer Ausdruck der Einförmigkeit der Lebensbedingungen in der Tiefsee gelten kann, das ist, daß die Tiefseefauna überall in großem Maße aus Gruppen von Formen zusammengesetzt ist, welche morphologisch beträchtlich von denen flacheren Wassers abweichen, wie z. B. die Macruriden unter den Fischen, gewisse Familien von Holothurien, Echiniden und Crinoiden, die als solche eine weltweite Verbreitung haben, wenn auch die Arten und Gattungen, denen die betreffenden Tiere angehören, immer wieder verschiedene sind. Es mag also wohl bei genauerer Kenntnis notwendig werden, geographische Regionen in der Tiefsee zu unterscheiden. Doch wird ihre Trennung voneinander ohne Zweifel nicht so scharf sein können, wie die der Tiefsee als Ganzer von den höheren Regionen. Ein Bezirk, der sich schon jetzt sehr deutlich von der großen allozeanischen Haupttiefsee abhebt, ist die arktische Tiefsee. Sie soll an ihrem Orte besonders besprochen werden. Auch die Tiefsee des Mittelmeers dürfte deutliche Besonderheiten haben.

b) Die kalten Meere.

2. Das nördliche Eismeer.

Das Gebiet ist ausgezeichnet durch seine niedrigen und, was nicht weniger wichtig ist, geringen Schwankungen ausgesetzten Temperaturen, durch den Mangel des Wechsels von Tag und Nacht, durch seinen nicht hohen, besonders in den Oberflächenschichten geringen Salzgehalt, durch die starke Eisbildung an der Oberfläche, durch die außerordentlich breite Entwicklung des von den terrigenen Sedimenten großer Ströme bedeckten nordasiatischen Schelfs, durch ausgedehnte Landumgrenzung und durch die Abgeschlossenheit der Tiefsee gegen die der großen Ozeane. Seine Grenze gegen den atlantischen Ozean mag etwa durch eine von Neufundland um Grönland herum nach Nordisland, von dort nordöstlich nach Nordnorwegen gehende Linie gegeben sein, die etwa der Jahresisotherme des Oberflächenwassers von 5° entsprechen würde. Die Tiefsee würde dagegen anders, etwa durch eine von Ostgrönland über Island, die Faröer und die Shetlandinseln nach Norwegen gehende Linie abgegrenzt. Im Norden des Stillen Ozeans dürften Beringsmeer und Ochotskisches Meer hinzu zu rechnen sein.

Fauna und Flora sind reich, doch im ganzen eintöniger als in südlichen Meeren. Die Schorre und das Flachwasser unterhalb davon bleiben so gut wie unbesiedelt, weil das sich an den Küsten hinbewegende Eis sie abscheuert.

Der Boden hat, bei dem Reichtum der Meere an terrigenen Sedimenten, vorwiegend eine Schlickfauna. Auf Felsgrund, zumal in der Nähe von Inseln, finden sich mächtige Laminarien in großer Menge, und es kann eine sehr reiche Fauna festsitzender Tiere, es können ganze Wiesen von Hydroiden und Bryozoen sich entwickeln. Zuweilen treten auch Holothurien und Spongien massenhaft auf.

Das Plankton der Oberflächenschichten des Meeres ist ein sehr reiches, zumal durch die ungeheuer üppige Entwicklung der Diatomeen ausgezeichnet, auf die sich weiter ein charakteristisches Tierleben gründet. Die Pteropoden *Clione limacina* und *Limacina helicina*, die Copepoden *Calanus finmarchicus* und *C. hyperboreus* treten oft massenhaft auf. Dieser Planktonreichtum geht jedoch im Winter stark zurück. In Nordwestgrönland fanden sich im Sommer ½ Million mal so viel Diatomeen wie im Winter. Außerdem bleibt es zweifelhaft, ob dieser Planktonreichtum auch im inneren, landfernen Eismeer besteht. Trotz der Küstennähe und des flachen Wassers ist das Plankton arm an Larven benthonischer Tiere. Eine Anzahl Bodentiere hat keine schwebenden Larven mehr, sondern ist durch Brutpflege ausgezeichnet. Die Diatomeen sind durch eine Anzahl charakteristischer Arten vertreten. Auch Peridineen kommen vor, doch spärlich.

Die Fischfauna ist keine sehr reiche. Dem Gebiet eigentümlich sind die kleinen Arten der Gattung *Lycodes*, der Polarstint oder Kapelan *(Mallotus villosus)*, ferner der Polarhai *(Laemargus borealis)*. Das Vogelleben kann in der Nähe des Landes ungeheuere Üppigkeit entfalten, ist aber auch mitten im Eise oft noch reich, z. B. an Elfenbeinmöwen, Krabbentauchern *(Mergulus alle)* und Raubmöwen *(Stercorarius)*. Vogelberge, besetzt mit Alken, Möwen, Seeschwalben, Tauchern, Sturmvögeln und Enten, sind sehr charakteristische Erscheinungen der Arktis. Von kleineren Vögeln seien die Strandläufer erwähnt.

Ebenso bezeichnend sind für das Gebiet die Seesäugetiere. Von Robben bewohnt das Walroß *(Odobaenus rosmarus)* nur den höchsten Norden, während durch ihre ungeheueren Massenansammlungen im Frühling auf dem Eise besonders der grönländische Seehund *(Phoca groenlandica)* und die Klappmütze *(Cystophora cristata)* bekannt geworden sind (vgl. oben S. 109). Von Walen sind drei auf die Arktis beschränkt, der fast ausgerottete Grönland- oder Polarwal *(Balaena mysticetus)* und die beiden kleinen Arten, der Weißwal *(Delphinapterus leucas)* und der Narwal *(Monodon monoceros)*.

Über die Fauna der arktischen Tiefsee ist wenig bekannt, sofern man darunter nur das eigentliche Nordpolarbecken versteht. Es scheint aber, daß man die zwischen Norwegen und Grönland gelegenen tiefen Becken mit zur arktischen Tiefsee rechnen und sie demgemäß so, wie es oben geschehen ist, begrenzen muß. Durch ihr sehr kaltes und schwächer salzhaltiges Wasser hebt sie sich ganz deutlich gegen die des atlantischen Ozeans ab. Höchst auffallend ist dieser Unterschied an dem nur etwa 20 km breiten, zwischen den Faröer und Shetlandinseln bis zu etwa 500 m Tiefe aufragenden Thomsonrücken. Die Tiefentemperaturen nördlich und südlich davon unterscheiden sich um etwa 8° C. Im Norden ist das Tiefenwasser auf unter 0° abgekühlt. Grundfänge in der Umgebung dieser Schwelle haben 385 Arten zutage gefördert, von denen nur 48, d. h. 12½%, dem warmen und kalten Gebiet gemeinsam sind.

Gewisse Tiertypen unterscheiden die beiden Tiefseen sehr deutlich, z. B. die Fischformen der Macruriden im Süden und der Lycodiden im

Norden. Auch das Fehlen atlantischer Anthozoen jenseits der Schwelle ist auffallend. Im ganzen jedoch sind es nur Artunterschiede, welche die Vertreter der einen Seite von denen der anderen trennen, ja manchmal stellen sie sich nur als Varietäten der gleichen Art dar. Es bleibt also, so deutlich auch die Abgrenzung arktischer und atlantischer Tiefsee voneinander sein mag, eine ursprüngliche Einheitlichkeit beider unverkennbar. Beachtenswert ist ferner, daß Tiertypen der Tiefsee vielfach im arktischen flacheren Wasser, auf dem durchschnittlich etwa 400 m tiefen Schelf wiederkehren. Bei der gleichen niedrigen und beständigen Temperatur beider Lebensbezirke ist das vielleicht nicht besonders auffällig.

Unterabteilungen lassen sich wohl innerhalb des arktischen Gebietes unterscheiden, doch schwerlich in einheitlicher Weise für viele Tier- und Pflanzengruppen. Auf dem nordasiatischen Schelf scheint eine für wirbellose Tiere ziemlich allgemeingültige Grenze bei Nowaya Semlja, für Algen bei Kap Tscheljuskin zu liegen. Wichtiger ist für das richtige Verständnis der Verbreitungsverhältnisse innerhalb der Arktis die Feststellung eines atlantischen und pazifischen Einflußgebietes. Durch die Beringsstraße treten Arten des Stillen Ozeans ein und verbreiten sich mehr oder weniger weit längs der Nordgrenzen der Kontinente im Eismeer. Auf der atlantischen Seite ist der Golfstrom der Überträger des Einflusses südlicherer Faunen und Floren. Bis nach dem Norden von Westspitzbergen und tief in das Barentsmeer hinein mit seinen Ausläufern vordringend, hat er es bewirkt, daß Organismenformen der gemäßigten Zone bis hoch in den Norden gelangt sind. Ein Gegenstück dazu bilden der Ostgrönland- und Labradorstrom, welche arktische Arten bis in die niedrige Breite von Neufundland hinabgeführt haben. Diese Beziehungen zum Süden haben auch zur Folge, daß eine geschlossene Zirkumpolarität der Besiedelung des Eismeeres in vielen Organismengruppen nicht zustande kommt.

3. Das südliche Eismeer.

Die Tiefsee, welche den Sockel des antarktischen Kontinents überall mit Ausnahme einer einzigen Stelle in weiter, ununterbrochener Ausdehnung umgibt, macht das Flachwassergebiet an seinem Abhange zu einer selbständigen Region. Der Umstand, daß keine meridional gerichteten Meeresströmungen diesen Kontinent mit dem Norden in Verbindung setzen, sondern die Westwindtrift ihn gewissermaßen von allen anderen Ländern abschneidet, verstärkt diese Selbständigkeit und dehnt sie mehr oder weniger auf das Wasser selbst aus. Die extremen klimatischen Verhältnisse geben dem südlichen Eismeer einen ähnlichen, vielleicht aber noch ausgeprägter polaren Charakter wie der Arktis. Nur eine einigermaßen nutzbare und tiergeographisch deutlich erkennbare Zugangsstraße besteht an der Südspitze Südamerikas, wo das polare Festland, durch Inseln vermittelt, dem südlichen Kontinent sehr nahe tritt.

Das Pflanzenplankton des hohen Südens ist sehr ähnlich dem des Nordens. Ungeheuerer Diatomeenreichtum ist vielleicht noch besser als dort zu beobachten. Das treibende Eis wird von diesen Diatomeen oft mit einem bräunlichen Saum versehen. Die Peridineen der Gattung *Ceratium*, die im nördlichen Eismeer noch eine gewisse Rolle spielen, fehlen dagegen. Auch das tierische Plankton ähnelt sehr dem arktischen, ja es hat zum Teil die gleichen Arten.

Die Bodenfauna ist in bezug auf viele Tiergruppen recht artenreich, und wenn sie schon allerlei deutliche Beziehungen zu dem südlichsten Südamerika aufweist, so hat sie doch in vielen Abteilungen besondere, der Antarktis allein eigentümliche Formen hervorgebracht. Insofern besteht

ein deutlicher Unterschied gegenüber der Arktis, augenscheinlich eine Folge davon, daß in bezug auf Küsten- und Strömungsverbindungen beide sich so ganz entgegengesetzt verhalten. Die Zirkumpolarität der Bodenfauna ist sehr gut ausgeprägt. Ob man auch von einer besonderen antarktischen Tiefseefauna sprechen kann, ist eine umstrittene und noch nicht recht spruchreife Frage.

Unter den Nektonten zeigen die Fische (*Notothenia*, *Lycodes* u. a.) ähnliche Verbreitungsweise wie die wirbellosen Tiere. Vögel und Säugetiere sind höchst charakteristisch. Vier Arten echter Seehunde mit sehr bezeichnenden Merkmalen leben nur in diesem Gebiet. Besondere antarktische Walarten sind nicht bekannt. See-Elefanten und Ohrenrobben dringen nur etwas von Norden in die eigentliche Antarktis ein. Von Vögeln sind am reinsten antarktisch der Adeliepinguin *(Pygoscelis adeliae)* und der Kaiserpinguin *(Aptenodytes forsteri)*. Sie kommen in großen Massen vergesellschaftet vor.

Das Merkwürdigste an der antarktischen Fauna ist der Umstand, daß eine ganze Anzahl ihrer Tierformen und auch Pflanzen mit solchen des nördlichen Eismeeres übereinstimmen, ohne daß sie in den Zwischengebieten vorkämen. Ferner ist in einer Anzahl Tiergruppen eine besondere Förderung derselben Gattungen oder Familien zu beobachten, die auch in der Arktis am besten gedeihen. Gute Beispiele dafür sind die oben genannten beiden Pteropodenarten *Clione limacina* und *Limacina helicina*. Die verschiedenen Abteilungen des Tierreiches verhalten sich jedoch in dieser Beziehung verschieden. In vielen findet man einzelne wenige Arten, die den beiden Polargebieten gemeinsam sind; eine Übereinstimmung in einem hohen Prozentsatz der allerdings nicht zahlreichen Arten kommt bei den Pteropoden vor. Dagegen gibt es auch Gruppen, in denen keine Spur von Ähnlichkeit der polaren Meere zu bemerken ist, wie z. B. die gesamten Echinodermen. Man nennt diese merkwürdige Verwandtschaft der Polarfaunen und -floren Bipolarität.

Die Bipolaritätsfrage ist viel besprochen und viel umstritten. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Erscheinung nicht auf einheitliche Weise zu erklären, so wie man ursprünglich versuchte, von der Annahme eines gleichförmigen Klimas auf der ganzen Erde im Tertiär ausgehend, die gegenwärtige Verbreitungsweise als eine unmittelbare Wirkung der Entstehung der Temperaturzonen auf eine ursprünglich gleichförmige, die ganze Erde bewohnende Tierwelt zu verstehen. Die Annahme der mehrfachen Entstehung von gleichen oder sehr ähnlichen Formen ist sicherlich nicht ganz von der Hand zu weisen, vorausgesetzt, daß ein bestimmtes tierisches Ausgangsmaterial für die Entstehung sich über die ganze Erde verbreitete oder in den warmen Meeren vorhanden war. Die meisten Forscher haben sich gefragt, ob nicht eine Durchwanderung der tropischen Meere möglich sei, und viele haben diese Frage bejaht.

Es sind verschiedene Möglichkeiten für solche Wanderungen vorhanden. Wenn man absieht von dem Gedanken, daß gelegentlich vielleicht doch einzelne Kaltwassertiere das warme Wasser möchten durchwandern können, so bleiben hauptsächlich zwei mögliche Wege der Verbindung. Der eine liegt an der Westküste Amerikas. Kalte Strömungen dringen dort von Süden und Norden ganz ungewöhnlich weit gegen den Äquator vor. Kaltes Auftriebwasser steigt im Tropengebiet in der Küstennähe an die Oberfläche. So ist selbst westlich der unter dem Äquator liegenden Galapagosinseln das Wasser meist unter 20°, zuweilen unter 15° warm. Hier ist für viele Arten

des kühlen Wassers eine Überschreitung des Äquators wohl denkbar und auch nachgewiesen.

Der zweite Weg würde die Tiefsee sein. Mit ihren tiefen und konstanten Temperaturen verbindet sie die beiden Polargebiete augenscheinlich in einer Weise, die wohl eine allmähliche Ausbreitung gewisser Tierformen von einem Pol zum anderen ermöglichen dürfte. Ob dabei eines der beiden Polarmeere oder irgend ein anderer Teil der Ozeane das Ausgangsgebiet der Verbreitung darstellt, ist Nebensache. In der Tat sprechen zwei Umstände wohl für diese Erklärung, einerseits der, daß viele Tiere der tieferen Wasserschichten eine sehr ausgedehnte Vertikalverbreitung haben, andererseits die Erfahrung, daß aus der Tiefsee bekannte Tiere in den Polargebieten auch in flacherem Wasser zu finden sind.

c) Gemäßigte Übergangsmeere.

4. Das nordatlantische boreale Gebiet.

Wenn wir eine Linie vom Kap Hatteras nach Nordosten bis nahe an die Neufundlandbank ziehen, und dort umbiegend weiter in fast östlicher Richtung nach Portugal hinüber, so grenzen wir ein Übergangsgebiet ab, das im Norden in das arktische Kaltwassergebiet überleitet. Es umfaßt also den kühleren Teil der Küste der Vereinigten Staaten, verengt sich bei der Neufundlandbank bis auf ganz geringe Breite und gewinnt erst an der europäischen Seite seine volle Entwicklung, fast die ganze atlantische Küste Europas umfassend und bis nach Island und Spitzbergen hinaufgehend. Es ist beherrscht durch die Ausläufer des Golfstromes in den kühleren nordatlantischen Gewässern.

In ihm ist die Flachsee gut entwickelt. Unsere deutschen Meere, Nord- und Ostsee, gehören dazu. Und wie überall gedeiht auf dem Schelf und über ihm ein reiches Leben, sowohl von Bodenorganismen, wie von Plankton. Wenn dies Plankton an Massenhaftigkeit im Sommer von dem arktischen übertroffen wird, so übertrifft es dies an Mannigfaltigkeit. Das Pflanzenleben am Grunde ist, von gewissen Seegräsern abgesehen, hauptsächlich durch die Arten der Gattung *Fucus* gekennzeichnet, deren ausgedehnte Bestände jede Ebbe an den Küsten aufdeckt. Die Bodentierwelt ist nicht leicht zu kennzeichnen, da sie viele Züge einer Übergangsfauna hat. Es ist früher ja von den in Betracht kommenden Lebensgemeinschaften mehrfach die Rede gewesen.

Auf dieser reichen Besiedelung des Flachwassers baut sich ein Fischleben von ungewöhnlicher Üppigkeit auf, und das ist vielleicht das Charakteristischste für die ganze Region. Die großen Fischereien Europas gehören diesem Gebiete an, auch das reiche isländische Fischleben und die fischereilich so bedeutsame Fischfauna der Neufundlandbank sind eher hierher als zur arktischen Region zu rechnen. Die Fische, welche in Betracht kommen, sind hauptsächlich Gadiden und Clupeiden. Von ersteren seien Kabeljau oder Dorsch *(Gadus morrhua)* und Schellfisch *(G. aeglefinus)*, von letzteren Hering *(Clupea harengus)* und Sprotten *(Cl. sprattus)* erwähnt. Nach diesen sind hauptsächlich die Plattfische, wie die Scholle *(Pleuronectes platessa)* usw. von Bedeutung.

Auch ein reiches Leben der Vögel und Meeressäugetiere gründet sich auf die niedere Tierwelt des Gebietes. Möven beleben die küstennahen Meeresteile, hauptsächlich *Larus argentatus*, die Silbermöve, ist sehr häufig. Alken, Lummen, Sturmvögel, Tölpel kommen auch noch vor. Die Robben leben noch in drei Arten an den deutschen Küsten. Von Walen sind vor allem die drei großen Furchenwale, der Blauwal *(Balaenoptera musculus)*,

der Finnwal *(B. physalus)* und der Buckelwal *(Megaptera boops)* zu nennen. Dazu kommen von Zahnwalen der Dögling *(Hyperoodon)*, der Schwertwal *(Orca)*, der Grindwal *(Globicephalus)* u. a., von eigentlichen Delphinen der Braunfisch *(Phocaena communis)* u. dgl. m.

Wenn man die langgestreckte Küste des atlantischen Europas vom Nordkap bis nach der Straße von Gibraltar hinabgeht und sie auf die Zusammensetzung ihrer Pflanzen- und Tierwelt untersucht, so tritt der Übergangscharakter dieses Gebietes deutlich zutage. Von einer echt arktischen Lebewelt im nördlichsten Norwegen kommt man allmählich bis zu einer von mediterranem Charakter an der Außenküste der iberischen Halbinsel. Noch die Nordsee ist unverkennbar von hochnordischen Elementen mit besiedelt. Die Flora der Felsenufer von Helgoland stellt sich als ein südwärts versprengter Ausläufer der norwegischen Küstenflora dar.

Die Ost- und Westseite des nordatlantischen Ozeans stimmen in der Art ihrer Besiedelung durchaus überein, zum wenigsten, soweit es den Gesamtcharakter der Lebensgemeinschaften betrifft. Zum Teil sind auch die Arten die gleichen. Aber vielfach zeigen die Arten des Ostens und Westens geringe Unterschiede. Diese Abweichungen brauchen nicht auffallend zu sein, aber sie sind oft völlig konstant. So unterscheidet sich z. B. der amerikanische Hummer von dem europäischen ganz unscheinbar, aber doch ganz unzweifelhaft durch ein paar kleine zahnartige Vorsprünge an der Unterseite seines schnabelartigen Kopffortsatzes (Rostrums). Augenscheinlich drückt sich in solchen kleinen Abweichungen sowohl die durch die zonal gleichförmigen Lebensbedingungen bewirkte Gleichförmigkeit der Besiedelung, wie auch die selbständige Entwicklung der beiderseitigen Tierformen infolge der räumlichen Trennung der Küsten aus.

5. Das nordpazifische boreale Gebiet.

Der Stille Ozean bietet in diesem Gebiete ein Gegenstück zu dem eben besprochenen nordatlantischen. Man wird seine Südgrenze etwa von der Südspitze Koreas in einem nach Norden vorgewölbten Bogen bis zur Südspitze Kaliforniens ziehen können. Diese Grenze würde etwa zwischen den Oberflächenisothermen von 15° und 20° C hinziehen, ähnlich der nordatlantischen. Und ähnlich wie dort würde das Gebiet sich von Westen nach Osten erweitern, weil es von einem westlichen Strom kalten, von Norden kommenden Wassers eingeengt, im übrigen aber von dem sich immer mehr östlich ausbreitenden pazifischen Gegenstück des Golfstromes, dem Kuroshio, beherrscht wird.

In den vorherrschenden Tier- und Pflanzentypen sowie in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften dem borealen Bereich des nördlichen Atlantik ähnlich, hat dieses Gebiet doch in der Hauptsache andere Arten. Dies an Einzelheiten zu erweisen, kann hier nicht die Absicht sein. Als eine besondere Merkwürdigkeit des Gebietes seien jedoch gewisse offensichtliche Beziehungen zum fernen, kalten Süden hervorgehoben. Die Westküste der Vereinigten Staaten wird durch kaltes, aus der Tiefe aufsteigendes Wasser abgekühlt. Und da, wie schon erwähnt wurde, eine Kühlwasserstraße mit geringen Unterbrechungen längs der ganzen Westküste von der Südspitze Südamerikas her viele Nordwanderungen veranlaßt hat, so finden sich hier zum Teil echte Südformen wieder. Unter den Pflanzen geht die für den gemäßigten Süden so charakteristische Gattung *Macrocystis* bis an die kalifornische Küste, ja bis ins Ochotskische Meer. Von Vögeln sei ein noch im nordpazifischen Ozean vorkommender Albatroß *(Diomedea nigripes)*, von Säugetieren seien die Ohrenrobben (Otariiden) genannt, die hier unsere echten Seehunde ersetzen. Auf einer kleinen Insel, Guadeloupe,

die unter 29° nördl. Br. vor der Küste Niederkaliforniens liegt, gibt es die sonst nur subantarktischen See-Elefanten. An niederen Tieren ließe sich diese Auswahl solcher Überwanderer noch stark vermehren.

Was die Beziehungen von Ost- und Westseite betrifft, so besteht z. B. bei den Mollusken dieses Gebietes eine auffallende Ähnlichkeit der Faunen aus annähernd gleichen Breiten an beiden Küsten.

6. Die zirkumpolare notale Zone.

Obwohl auch diese Region ein Übergangsgebiet darstellt, in dem Kaltwasser- und Warmwasserorganismen nebeneinander vorkommen, und obwohl sie durch keinerlei Kontinentalküsten von den benachbarten Lebensbezirken abgegrenzt ist, hat sie doch eine ziemlich ausgeprägte biologische Eigenart. Ebenso wie die antarktische Region ist sie rein zonal entwickelt. Sie liegt zwischen 60° und 40° südl. Br. Durch das ganze Gebiet strömt rings um die Erde die Westwindtrift. Der Bereich dieser großen Strömung und mehr oder weniger ihrer Ausläufer ist eigentlich das Gebiet, um das es sich handelt. Als solche Ausläufer ziehen an der West- und Ostküste Südamerikas, an der Westküste Afrikas und der Australiens Strömungen nordwärts, welche die

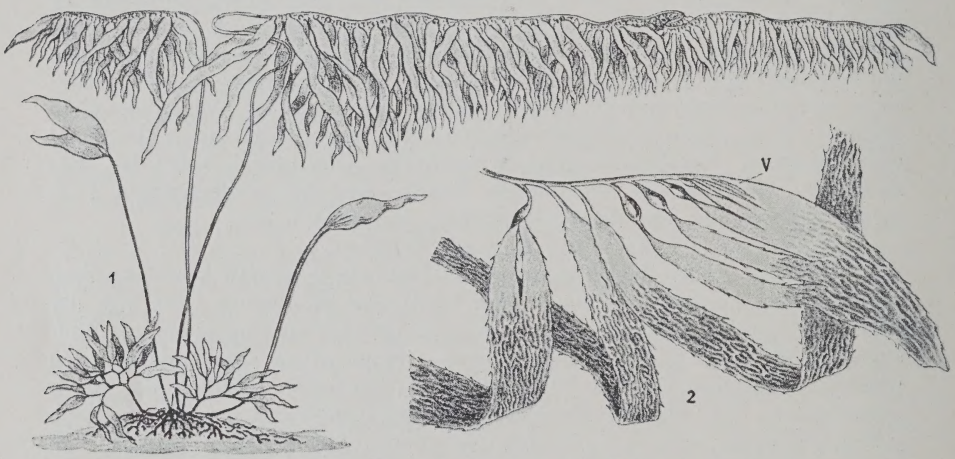


Fig. 97. *Macrocystis pyrifera.* 1 Habitusbild, sehr stark verkleinert. 2 Endstück des Sprosses. Nach Hooker und Harrey.

Spuren der zirkumpolaren Lebewelt der Westwindzone in nördlichere Gebiete übertragen, bei Chile und Patagonien bis über den 40. Grad hinauf.

Land ist im Bereich der Westwindtrift äußerst wenig vorhanden. Außer der Südspitze Südamerikas kommen nur Inseln in Betracht, von denen genannt seien die Falklandinseln, Südgeorgien, die Kerguelen, Tasmanien und Neuseeland. Daß längs der Südspitze Südamerikas und der südwärts benachbarten Inseln gewissermaßen eine Brücke nach dem antarktischen Festland hinüberführt, die biologisch von großer Bedeutung ist, wurde schon erwähnt.

Eine biologische Eigentümlichkeit des Gebiets, welche jedem Seefahrer dieser Breiten bekannt ist, besteht in den treibenden Tangen, welche die Strömung verfrachtet. Mehrere Arten riesiger Brauntange, zum Teil mit Luftblasen versehen, welche ihnen das Schwimmen gestatten, wachsen an den Küsten innerhalb dieses Meeresgürtels und sind mehr oder weniger vollständig auf ihn beschränkt. Außer der Gattung *Macrocystis* (Fig. 97) gehen *Lessonia* und *Durvillea*, beides Riesentange wie jene, hier rings um

die Erde. Ebenso wie das *Sargassum* des nördlichen atlantischen Ozeans tragen die mächtigen *Macrocystis*-Blätter auf ihrer Oberfläche einen charakteristischen Bewuchs von einer Insel zur anderen. Gelegentlich werden mit ihm Küstenorganismen, die sonst nicht dazu gehören, verschleppt werden, und wenn wir hier eine ausgeprägt zirkumpolare Fauna und Flora vorfinden, so ist das gewiß zum Teil auf die treibenden Tange zurückzuführen. Übrigens gibt es noch ein anderes Mittel der Fortführung, dessen Bedeutung nicht unterschätzt werden darf, das Treibeis, das reichlich in diese Zone gelangt. Jedoch nicht alle Organismen, die in diesem Gebiete eine weite oder die ganze Erde umfassende Verbreitung haben, werden diese der Westwindtrift verdanken. Viele Gründe sprechen für die Existenz ehemaliger Landverbindungen oder von unterseeischen Rücken, an denen entlang die Ausbreitung der jetzt durch Tiefsee von ihren nahen Verwandten getrennten Tier- und Pflanzenformen stattgefunden haben mag.

Auf Einzelheiten des niederen Tierlebens kann hier nicht eingegangen werden. Für die Anschauung mögen wiederum die charakteristischen Vögel und Säugetiere hervorgehoben sein. Übrigens gibt es auch Fische in großen Mengen und charakteristischen Arten: Von 13 Fischarten der Kerguelen geht keine nördlicher als bis nach Neuseeland. Über der Westwindtrift schweben Albatrosse *(Diomedea)* und Kaptauben *(Daption capense)*, der Riesensturmvogel *(Macronectes giganteus)*, Kormorane, Möven und Raubmöven. Die Küsten bevölkern außer diesen vor allem noch Pinguine, daneben allerlei andere Seevögel. Von echten Seehunden findet sich nur der See-Elefant *(Macrorhinus)*, oft sehr häufig. Weit verbreitet sind ferner in der Zone und im Bereich der Ausläufer der Westwindtrift die Ohrenrobben *(Otariidae)*. An Walen ist das Gebiet wohl noch reicher als der Norden. Im südatlantischen Abschnitt hat der Walfischfang jetzt große Erfolge. Die nordischen Wale — doch nicht die arktischen — finden sich hier zum Teil wieder. Besonders häufig ist der Südwal *(Balaena australis)*, der mit dem im nordatlantischen Ozean fast ausgerotteten Nordkaper *(B. biscayensis)* identisch ist.

Der Reichtum an großen Bartenwalen setzt naturgemäß Planktonreichtum voraus. Dichte Diatomeen- und Copepodenschwärme sind in der Tat häufig. In Plankton und Bodenfauna kommen auch hier noch Bipolaritätserscheinungen zur Beobachtung.

d) Warmwassermeere.

Alle bisher noch nicht besprochenen Gebiete des Weltmeers stellen eine in vieler Beziehung gleichförmige Warmwasserzone dar, die naturgemäß in einen atlantischen und einen indopazifischen Teil zerfällt. Ich verzichte auf eine Erörterung darüber, ob gewisse Unterabteilungen dieser beiden etwa eine selbständige Heraushebung verdienen, werde aber auf Besonderheiten einzelner Gebiete mehrfach hinweisen.

7. Das atlantische Warmwassergebiet. Einleitend und überleitend sei hier sogleich auf zwei Sondergebiete von besonderem Interesse hingewiesen, die etwas aus dem Rahmen des Ganzen fallen, auf das Mittelmeer und die westindischen Gewässer.

Das Mittelmeer hat klarblaues, planktonarmes Wasser. Die Flachwasserflora seiner Küstengebiete ist durch die Gattung *Cystosira*, auch durch *Sargassum* gekennzeichnet. An die Stelle der nordischen schmalblätterigen Seegräser *(Zostera)* treten die breitblätterigen der Gattung *Posidonia*. Die litorale Tierwelt ist von großer Mannigfaltigkeit und von derjenigen der Nordsee, obwohl zum Teil die gleichen Arten vorkommen,

im großen und ganzen wesentlich verschieden. Von bekannten Bodentieren seien die roten Korallen und die als Badeschwämme nutzbaren Hornschwämme genannt. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Untergründe in dem buchten- und inselreichen Meere führt zu einem entsprechenden Reichtum des Tier- und Pflanzenlebens. Unter den Fischen dürfen als besonders charakteristisch die farbenprächtigen Lippfische (Labriden) und die Seebrassen (Spariden) hervorgehoben werden. Von höheren Wirbeltieren sind die spitzschnauzigen Delphine *(Delphinus delphis)* allgemein verbreitet und häufig, seltener die früher ebenfalls häufigen Mönchsrobben *(Monachus albiventes)* und Schildkröten (europäische Seeschildkröte, *Thalassochelys imbricata*).

Gehen wir vom Mittelländischen zum Schwarzen Meere über, so bleiben wir im gleichen Faunengebiete, doch tritt eine merkliche Verarmung ein. Das liegt zum Teil an dem starken Süßwasserzufluß, im Gegensatz zu dem zuflußarmen Mittelmeer, zum Teil an der Vergiftung des tieferen Wassers durch Schwefelwasserstoff. Von etwa 200 m Tiefe an findet sich keinerlei Tier- und Pflanzenleben mehr, weil die ganzen unteren Wasserschichten allem Leben, ausgenommen dem der Schwefelbakterien, tödlich sind. Man hat aus dieser Beschaffenheit des Tiefenwassers auch das Fehlen der Aale in den Zuflüssen des Schwarzen Meeres erklären wollen, doch mit Unrecht (s. oben S. 177).

Die Fauna des Schwarzen Meeres hat andererseits auch Bestandteile, welche im Mittelmeer fehlen, welche dagegen weiter ostwärts im Kaspischen wiederkehren, die Folge einer alten Verbindung aus einer Zeit, bevor Mittelmeer und Schwarzes Meer miteinander verbunden waren. Das Kaspische Meer beherbergt aber wiederum besondere nordische Formen, Fische z. B. und Seehunde *(Phoca caspica)*, welche auf eine unmittelbare Beziehung zu den nordischen Meeren hinweisen, eine Beziehung, deren Art und Zeitdauer allerdings noch ziemlich in Dunkel gehüllt ist. Rein hydrobiologisch betrachtet kennzeichnet sich die kaspische Fauna als Mischfauna aus marinen und limnischen (Süßwasser-) Elementen. Neben heringsartigen Fischen *(Clupea)*, welche größtenteils in den einmündenden Flüssen, insbesondere der Wolga, laichen, und marinen Krustern (Schizopoden, Cumaceen) finden sich z. B. Chironomidenlarven, *Dreissena*, *Lithoglyphus* und andere Süßwasserformen.

Westindien ist in bezug auf den marinen Pflanzenwuchs reich an Sargassen und Turbinarien. An den Küsten gibt es Mangrovenbestände. Es besitzt Korallenriffe mit der zugehörigen Riffauna, vor allem auch den mannigfaltigen bunten Riffischen. Besonders charakteristisch sind die unterseeischen Gorgonidenwälder und die an das Mittelmeer erinnernden Hornschwammgründe, auf denen Badeschwämme gewonnen werden. Im ganzen ist das amerikanische Mittelmeer durch die große Mannigfaltigkeit seiner benthonischen Lebensgemeinschaften ausgezeichnet. Auch das Plankton ähnelt im ganzen dem des Mittelmeers. Es scheint reich an Radiolarien und Medusen zu sein. Charakteristisch für das Oberflächenwasser sind treibende Tange. Von Wirbeltieren sind Haie und Thunfische besonders auffallend, ferner Schildkröten *(Chelone imbricata*, die Karettschildkröte, und *Ch. viridis*, die Suppenschildkröte) und Delphine. Unter den Vögeln treten neben Möven und Seeschwalben Tropikvögel *(Phaëton)* hervor.

Sehr eigentümlich sind gewisse Beziehungen dieses Meeres nach Westen, zum Stillen Ozean. Ganz unverkennbar ist, daß das westindische Meer eine Anzahl Arten besitzt, deren nächste Verwandte jenseits der mittel-

amerikanischen Schranke leben, z. B. einzelne Arten aus im übrigen nur pazifischen Gattungen. Die Erklärung dafür liegt ohne Zweifel darin, daß erst am Ende des Tertiärs die lückenlose Verbindung zwischen Nord- und Südamerika wieder hergestellt wurde. Zu den nördlicheren und südlicheren Küstengewässern sind die Beziehungen keine sehr engen, was im Norden wohl hauptsächlich an Temperaturverhältnissen, im Süden an den Süßwassermassen liegen dürfte, welche Orinoko und Amazonenstrom dort einführen. Die Meeresfauna der Bermudas ähnelt jedoch der westindischen, vor allem auch in dem hier auffallend weit nördlichen Vorkommen von Korallenriffen. Für die Besiedelung dieser Inseln dürfte der Verlauf des Golfstromes von Bedeutung gewesen sein.

Das Kerngebiet der atlantischen Warmwasserzone, abgesehen von den beiden Mittelmeeren, geht nach Norden bis zu der schon erwähnten Südgrenze des borealen Gebietes. Südwärts drängt der warme Brasilstrom im Westen die Grenze bis in die Breite der La Plata-Mündung hinab, während sie im Osten infolge der Benguelaströmung und des kalten Auftriebwassers an der Südwestküste Afrikas stark nach Norden, bis in die Breite von St. Helena verschoben wird. So geht sie, schräg von West nach Ost aufsteigend, mitten durch den südatlantischen Stromkreis.

Das Plankton der tropischen Hochsee ist arm. Daß jedoch *Trichodesmium* in außerordentlicher Menge auftreten kann, wurde schon erwähnt. Diese Cyanophyceen sind die eigentlichen Charakterpflanzen des Gebietes. Ebenso wurde schon gesagt, daß im Osten der schwachsalzige Guineastrom ganz besondere Planktonverhältnisse zeigt. Allerdings erscheint für die Beobachtung der Meeresoberfläche mit bloßem Auge das pelagische Tierleben reicher als in den kühlen nordischen Gewässern, weil große Tiere, Velellen, Physalien, Medusen, Pyrosomen und besonders Salpen zahlreich zur Beobachtung kommen. Fliegende Fische (Fig. 98) geben dem Gebiet ein charakteristisches Gepräge, fehlen jedoch vielleicht im Bereich des Guineastromes. Auch an anderen Fischen ist manches Bezeichnende zu nennen, z. B. Goldmakrelen *(Coryphaena)*, Bonitos *(Thynnus pelamys)* und Haie, doch kommen die Fische nie in der Fülle wie in den kühleren Gebieten vor. Ähnlich verhält es sich mit den Vögeln, ja es ist besonders bezeichnend, daß, wenn man die Südgrenze des Warmwassergebietes überschreitet, die Vögel plötzlich wieder arten- und individuenreich das Meer beleben. In den Tropen leben der Tropikvogel, der Fregatvogel *(Fregata aquila)*, Sturmschwalben *(Oceanites)* und in Küstennähe auch andere. Ferner hat das Warmwasser seinen ihm eigentümlichen Wal in dem Pottwal *(Physeter macrocephalus)*.

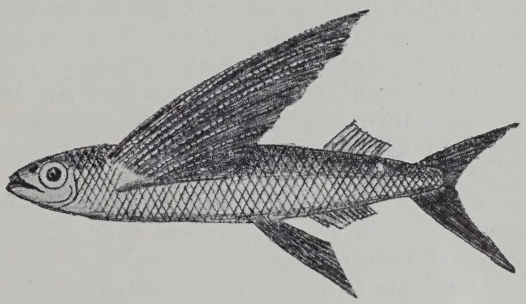


Fig. 98. Fliegender Fisch (*Exocoetus volitans*). Aus Claus.

Zwischen der Ostküste und Westküste des atlantischen Warmwassergebietes besteht ein sehr eigentümlicher Unterschied. Zwar kommen bei den wirbellosen Tieren an der amerikanischen und der afrikanischen Seite zum Teil dieselben Arten vor, aber in der Hauptsache sind die Faunen doch verschieden. Besonders auffallend ist es, daß die brasilianische Küste Korallenriffe hat, wenn auch nicht eben sehr üppig entwickelte, die afrikanische

aber nicht. Man führt diesen Unterschied hauptsächlich auf die Süßwasserzufuhr durch die großen Ströme Westafrikas zurück, wie ja auch Orinoko und Amazonas an der amerikanischen Seite das Korallenwachstum unterbrechen.

Wie die beiden Mittelmeere gewissermaßen seitliche Anhänge dieses Gebietes waren, so stellt die Sargassosee einen mehr oder weniger selbstständigen Teil in ihm dar. Sie ist durch das treibende Golfkraut gut gekennzeichnet, doch keineswegs allein dadurch. Das Plankton ist arm an größeren, mit dem Netz fangbaren Formen. Etwas reichlicher als diese finden sich die zum Nannoplankton gehörenden Organismen, aber auch sie sind nicht so zahlreich vorhanden, daß sie die vollkommene Durchsichtigkeit des klaren, kobaltblauen Wassers merklich herabminderten. Ein paar kleinere Fischformen, Seenadeln *(Syngnathus)* und die merkwürdigen Arten der Gattung *Antennarius* gehören zu den regelmäßigen Begleitern der Sargassobüschel, die früher aufgezählt sind. Die Eier und Larven der europäischen Aale finden sich im innersten Teil der Sargassosee.

Die Verbreitung des Sargassumkrautes selbst, obwohl sie im ganzen ziemlich unregelmäßig ist, zeigt (Fig. 69) ein Maximum der Häufigkeit in einem etwa elliptischen Gebiet, dessen Hauptachse unter 30° nördl. Br. liegt. Von dort nach außen nimmt es in mehr oder weniger konzentrischen Zonen allmählich ab, im Osten etwa bis zu einer von den Azoren nach dem Kap Verden gezogenen Linie noch einigermaßen häufig vorkommend, im Westen bis zwischen die westindischen Inseln reichend. Wahrscheinlich ist, wie schon früher gesagt wurde, dies treibende *Sargassum* eine selbständige, von den Uferpflanzen der westindischen Küste unabhängige Hochseeformation. Bei den Ansiedlern auf dem Kraut läßt sich dagegen ein Küsteneinfluß nachweisen. Ihre Verbreitung wird teils durch den Unterschied zwischen der Stromstille im Inneren und dem umgebenden Zirkelstrom, teils durch die Beziehungen dieses Zirkelstromes zu den Küsten und Inseln bestimmt.

8. Die indopazifische Warmwasserzone.

Das ausgedehnte Warmwassergebiet, welches sich, nur durch Inseln unterbrochen, von Ostafrika bis Westamerika erstreckt, müssen wir als eine einzige einheitliche Zone des Lebens betrachten, in der sich vielleicht Unterabteilungen, aber keineswegs scharf begrenzte, unterscheiden lassen. Die Isothermen von 20° mögen im großen und ganzen seine Abgrenzung bestimmen. Sie verlaufen durchschnittlich etwa in 30° nördlicher und südlicher Breite, nähern sich aber im Osten bis auf einen Abstand von weniger als 30 Breitengraden, das schon oben erwähnte Vordringen kühler Wassermassen von Norden und Süden zum Ausdruck bringend, das biologisch von so großer Bedeutung ist. In der Tat befinden wir uns hier im äußersten Osten nicht mehr eigentlich in unserem Gebiete, sondern in einem biologischen Mischbereich, wo sehr verschiedene Elemente zusammentreffen.

Wir dürfen das indoaustralische Inselgebiet als den Kern der ganzen Warmwasserzone betrachten, in dem ein ungeheuer üppiges Gedeihen des marinen Pflanzen- und Tierlebens stattfindet. Von hier aus sendet es seine Ausläufer nach allen Seiten, bis ins Rote Meer und nach Südafrika, bis zum südlichen Japan und dem nördlichen Neuseeland, bis an die Gestade Mittelamerikas. Die Entwicklung ausgedehnter und sehr mannigfaltiger Küstengebiete im tropischen indischen Ozean und die dichte Übersäung des Stillen Ozeans mit kleinen Inseln ermöglicht für Flachwassertiere eine ununterbrochene Ausbreitung nach allen Seiten, im Osten zum wenigsten bis zu den niedrigen (Paumotu-) Inseln. Die dem Äquator parallelen Strömungen haben es ermöglicht, daß selbst bei den Galapagos- und Revilla-Gigedo-

Inseln noch die Fischfauna ihre Zusammengehörigkeit mit der indischen deutlich offenbart.

Das Plankton und die Wirbeltierfauna des indopazifischen Warmwassergebietes zeigen eine enge Verwandtschaft mit denen des atlantischen Ozeans. Insofern kann man mit gutem Recht von einer zirkumtropischen Zone sprechen. Allerdings gibt es in bezug auf manche Planktongruppen auch unverkennbare Unterschiede. Für die an die Küstennähe gebundenen Warmwassertiere trifft das noch viel mehr zu.

Das eigentliche Hauptkennzeichen des Gebietes sind die Korallenriffe, denen gegenüber die atlantischen unbedingt und beträchtlich an Bedeutung zurücktreten. Die Riffkorallen sind, wie gesagt, beschränkt auf die Zone zwischen den Isothermen von 20° für den kältesten Monat des Jahres. Von der Ostküste Afrikas bis zu den letzten der polynesischen Inseln finden sie sich überall, fehlen aber naturgemäß an der Westküste Mittelamerikas und den vorgelagerten Inselgruppen. Die eigentümliche Rifform der Atolle ist auf das indopazifische Gebiet beschränkt. Mit den Riffen verbindet sich die früher (S. 128) besprochene mannigfaltige Fauna, besonders durch die fabelhaft bunten Riffische gekennzeichnet.

Von bekannteren Organismen des indopazifischen Gebietes mögen noch die folgenden genannt sein. Der Dugong *(Halicore dugong)* vertritt die atlantischen Lamantine *(Manatus)*. Schildkröten kommen reichlich vor, ferner sind besonders eigentümlich die giftigen, bis über 2 m langen Meerschlangen (*Platurus* u. a.). Die Fische der atlantischen Hochsee kehren auch hier wieder oder werden durch nah verwandte ersetzt. Von niederen Tieren mag die Perlmuschel *(Meleagrina margaritifera)* genannt und der Reichtum an Spongien und Ascidien hervorgehoben sein. Unter den marinen Pflanzen treten wieder die Sargassen ganz besonders hervor.

Das Tierleben des eng begrenzten Küstengebietes im tropischen Westamerika fällt, wie gesagt, nicht eigentlich mehr in die hier besprochene Zone. Es wird von dreierlei ganz verschiedenen Bestandteilen besiedelt, von echt indopazifischen Elementen, von solchen, die längs der kühlen Küste von Norden oder Süden zugewandert sind, und von alten Einwanderern aus Westindien, deren Vorfahren schon im Tertiär herübergekommen sein müssen. Welche Merkwürdigkeiten hier vorkommen, zeigt z. B. der Umstand, daß auf Guadeloupe vor Kalifornien See-Elefanten, auf den Galapagosinseln Pinguine leben. Diese letztere Inselgruppe beherbergt auch die einzige ins Meer gehende Eidechse *(Amblyrhynchus cristatus)*. Zwischen dem peruanischen Küstenstrom einerseits und den polynesischen Inseln andererseits liegt ein Meeresgebiet, welches in bezug auf Plankton und Bodenfauna von fast wüstenartiger Öde sein soll.

B. Das Süßwasser.

Im Ganzen können wir hier vorweg bemerken, daß die großen Hauptgebiete des Süßwasserlebens, die mehr oder weniger denen auf dem Lande entsprechen, weder mit diesen, noch mit denen des Meeres an Eigenart sich messen können. Es bedarf, wenn man von den höheren Wirbeltieren absieht, im ganzen dort eines viel genaueren Zuschauen, um deutliche Unterschiede herauszubringen. Man hat daher von einem Kosmopolitismus der Süßwasserlebewelt gesprochen. Wenn dieser Ausdruck auch zu weit geht, so hebt er doch ein Hauptkennzeichen der geographischen Verbreitung hervor. Ich kann dieses Umstandes wegen meine Darstellung kurz fassen.

9. Die arktische Zone des Süßwassers.

Das nördliche kalte Gebiet, dessen Grenze wir etwa mit der Baumgrenze gleichsetzen können, erscheint zwar von einer Süßwasserfauna und -flora aus denselben Typen wie die nördliche gemäßigte Zone bevölkert, aber es sind doch bestimmte Formen aus dieser, welche mehr hervortreten, während andere schwach entwickelt bleiben oder fehlen.

Im Plankton herrschen pflanzliche Bestandteile über die tierischen beträchtlich vor, zumal Diatomeen *(Tabellaria, Melosira)*, neben denen auch *Dinobryon* häufig ist, während die Schizophyceen und die charakteristische Peridinee des Sommerplanktons unserer Seen, *Ceratium hirundinella*, fehlen. Von Tieren finden sich Rotatorien, Cladoceren und Copepoden in wenigen Arten, aber oft großen Massen. Die Diatomeen sind hauptsächlich weit verbreitete, ihrem Wärmebedürfnis nach also augenscheinlich eurytherme Formen. Von Peridineen, Rotatorien und Copepoden kommen Arten vor, die wir bei uns nur im Winterplankton finden. Das dürften also stenotherme Kaltwasserformen sein. Auch in den Entwicklungskreisläufen drückt sich bei Cladoceren und Rotatorien die Eintönigkeit der Lebensbedingungen bei wenig schwankender niederer Temperatur aus, indem die

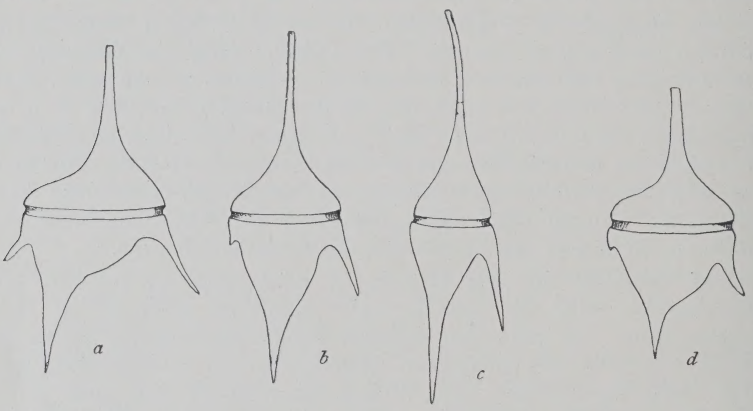


Fig. 99. *Ceratium hirundinella.* *a* Frühlingsform, *b* und *c* Hochsommerformen der Altwässer des Rheins, *d* plumpe Form aus dem Bodensee. Nach Lauterborn.

Zahl der Entwicklungszyklen im Jahr sehr gering, oft nur Eins ist (monozyklische Entwicklung).

Von Bodenpflanzen gehen neben Moosen *(Sphagnum)* nur wenige Blütenpflanzen, z. B. *Potamogeton*, so weit hinauf. Von niederen Tieren kommen auch Ostracoden massenhaft vor, und besonders sind große Phyllopoden, *Apus glacialis* u. a., äußerst gemein. Tubificiden können in großer Menge auftreten, Chironomidenlarven und große Wassermilben sind ebenfalls häufig. An Fischen gibt es Lachse in manchen Seen massenhaft, ferner Stichlinge. Reich ist auch das Vogelleben auf den Gewässern, besonders Enten sind sehr häufig.

Dem Formenreichtum der arktischen Meeresfauna gegenüber muß die des Süßwassers, den Arten nach, als eine verarmte erscheinen, ähnlich der Landfauna.

10. Die nördliche gemäßigte Zone des Süßwassers.

Das Plankton der nordeuropäischen Seen enthält Schizophyceen noch in mäßigen Mengen, doch kommt es zur Entwicklung von Wasserblüten aus diesen Pflanzen. Vorherrschend sind wieder Diatomeen, besonders

Asterionella und *Melosira*, daneben Flagellaten, wie *Ceratium hirundinella* (Fig. 99) und *Dinobryon*. Rädertiere gibt es in Menge, von Cladoceren besonders *Daphne* und *Bosmina*-Arten, von Copepoden *Diaptomus gracilis*, *Cyclops strenuus* u. a.

Die mannigfaltige makroskopische Pflanzen- und Tierwelt, aus der im vorhergehenden immerfort die Beispiele genommen wurden, die daher als gut bekannt vorausgesetzt werden darf, soll nicht besonders beschrieben werden. Nur die Fische und die zehnfüßigen Krebse mögen hier wie im folgenden besonders zur Kennzeichnung der Gebiete hervorgehoben werden. Von Fischen sind Störe (Acipenseriden), Lachsartige (Salmoniden), Hechte (Esociden), Stichlinge (Gasterosteiden) und ganz besonders karpfenartige oder Weißfische (Cypriniden) zu nennen. Auch Neunaugen (Cyclostomatiden) sind bezeichnend.

Das paläarktische (europäisch-asiatische) Gebiet ist von dem nearktischen (amerikanischen) einigermaßen verschieden. Z. B. fehlen diesem letzteren die Barben *(Barbus)*, während es durch Knochenganoiden *(Lepidosteus, Amia)* und andere Fische sehr auffallend ausgezeichnet ist. Ein ähnlicher Unterschied besteht in bezug auf die Krebse. Auf Nordamerika beschränkt ist die Gattung *Cambarus*, in Ostasien kommen ihr nahestehende Formen *(Cambaroides)* vor. Dagegen geht die Gattung *Astacus (Potamobius)*, zu der unser Flußkrebs gehört, durch beide Hälften der Zone. Merkwürdigerweise aber beschränkt sie sich in Amerika auf den schmalen Streifen westlich des Felsengebirges.

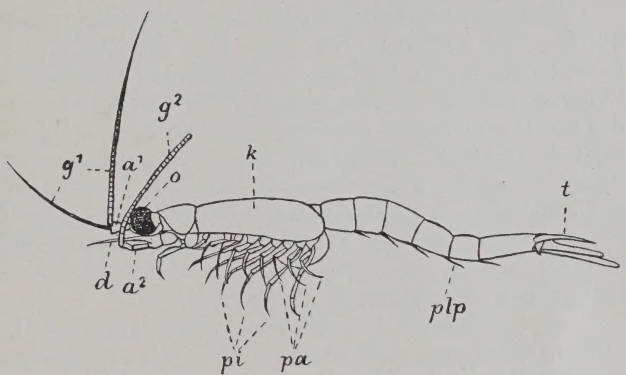


Fig. 100. *Mysis relicta* ♀. Vergr. 4:1. Nach Sars aus Keilhack.

Besonders merkwürdig sind in den Seen des Nordens von Europa und von Kanada die sogenannten Reliktenformen. Am bekanntesten unter ihnen ist der Spaltfußkrebs *Mysis relicta* (Fig. 100), neben dem ein paar Amphipoden, eine Assel *(Chiridothea entomon)*, ein Copepode und der Fisch *Cottus quadricornis* auftreten. *Mysis* kommt z. B. bei uns im Madüsee vor. Man erklärt das Auftreten dieser „marin glacialen Relikte" daraus, daß am Ende der Eiszeit an Stelle der Ostsee das mit dem Eismeer verbundene „*Yoldia*-Meer" lag, das danach abgeschlossen und zum „*Ancylus*-See" ausgesüßt wurde. Die betreffenden aus dem Eismeer stammenden Arten paßten sich dem Süßwasser an und fanden später, als die Ostsee durch Verbindung mit der Nordsee wieder salzig wurde, nur in den Seen ihrer Umgebung noch eine Unterkunft. Diese Tierformen haben noch heute ihre nächsten Verwandten im Eismeer. Nicht die Beschaffenheit des Wassers ist es also in erster Linie, sondern seine Geschichte, was diese Vorkommnisse erklärt. Besonders auffallend und rätselhaft ist ein ausgesprochen mariner Zug in der Bevölkerung des Baikalsees. Polychäte Anneliden, eine opisthobranche Nacktschnecke, ein Seehund deuten sehr entschieden auf das Meer

hin. Und doch ist die Verbindung dieses Wasserbeckens mit dem Meere allem Anschein nach schon seit uralten Zeiten unterbrochen. Man muß wohl sehr frühzeitige marine Einwanderung und danach ununterbrochene Isolierung zur Erklärung dieser Verhaltens heranziehen.

11. Die tropische Zone des Süßwassers.

Wie das arktische Plankton dem Winterplankton, so ist das tropische dem des Sommers der gemäßigten Zone ähnlich. Beispielsweise treten im Gegensatz zum nördlichen kalten Gebiet *Ceratium hirundinella* und Schizophyceen, z. B. *Clathrocystis* und *Anabaena* hier besonders hervor. Bei Tieren beobachtet man ganz Entsprechendes, doch ist die Fauna der Planktonkruster in vielen Bestandteilen eine besondere. Auch jahreszeitliche Unterschiede finden sich in den tropischen Seen wohl ausgeprägt, sie scheinen, soweit sie überhaupt von äußeren Faktoren unmittelbar abhängen, auf dem Wechsel von Regenzeit und Trockenzeit insofern zu beruhen, als die Regenzeit eine reiche Nährstoffzufuhr bedingt. Dieser Wechsel bringt es naturgemäß auch mit sich, daß es in den Tropen außerordentlich viele periodische Gewässer gibt, in denen nach der Trockenzeit beim ersten Regen ein üppiges Leben erwacht. Im ganzen sind die Kenntnisse über das Süßwasserplankton der heißen Zone noch recht beschränkt.

Besonders auffallend wird die Fauna der tropischen Binnengewässer durch große Reptilien, Krokodile und Schildkröten, zu denen sich stellenweise (Ganges, Amazonenstrom) Delphine und (Westafrika, Amazonenstrom, Orinoko) Seekühe, die Lamantine *(Manatus)* gesellen. Von Pflanzen müssen die Podostemonaceen hervorgehoben werden. Unter den Fischen sind besonders die Welse (Siluriden) durch ihre üppige Entwicklung auffallend. Andere bemerkenswerte Formen der Tropen beschränken sich gewöhnlich auf Teilgebiete. Von langschwänzigen Krebsen fehlen die für die gemäßigte Zone charakteristischen Astaciden ganz. An ihre Stelle treten die Palaemoniden und Atyiden. Auch hier sind bezeichnende Formen auf die Unterabteilungen des Gebietes beschränkt.

Afrika besitzt von Fischen neben karpfenartigen (Cypriniden) besonders Chromiden und Characiniden, von auffallenden Formen die Lurchfische *(Dipnoi)*, die Knochenhechte *(Polypteridae)* und die merkwürdigen Nilhechte *(Mormyridae)*, von Krebsen die Kurzschwanzgattung *Telphusa*, die mit tropischen Mollusken- und Fischtypen bis in die europäischen Mittelmeerländer heraufdringt. Auch im indischen Gebiet leben Karpfenartige und Telphusiden. Diese Krebse gehen bis Japan hinauf, bis Nordaustralien hinab. In einigen afrikanischen Seen, besonders dem Tanganjika, zeigt die Fauna einen merkwürdigen, an das Meer erinnernden Einschlag. Die Meduse *Limnocnida tanganjicae* ist das bekannteste Zeugnis davon, wenn auch altertümliche Prosobranchier der Seetiefe vielleicht wichtigere Charakterformen sind.

Die übrigen Teile der Tropen, Australien. Polynesien und Südamerika sind besonders durch ein negatives Merkmal, das Fehlen der karpfenartigen Fische ausgezeichnet. Von Lurchfischen kommt in Australien *Ceratodus* vor. Im übrigen ist das Gebiet arm an Fischen. In Südamerika leben wie in Afrika viele Chromiden und Characiniden sowie Zahnkarpfen (Cyprinodonten). Besonders bezeichnend sind wieder Lurchfische *(Lepidosiren)*, ferner die elektrischen Aale *(Gymnotidae)* und der riesenhafte Arapaima *(A. gigas)* des Amazonenstromes, sowie die oben genannten höheren Wirbeltiere.

12. Die südliche gemäßigte und kalte Zone des Süßwassers.

Die beschränkten und weit voneinander getrennten Landgebiete südlich der Tropen sind in bezug auf ihre niedere Tierwelt nicht genug bekannt,

als daß geographisch viel davon zu sagen wäre. In bezug auf die zehnfüßigen Krebse und die Fische sind sie sehr charakteristisch. Insbesondere sind die Ähnlichkeiten der Besiedelung, die unverkennbaren engen Beziehungen höchst auffallend, welche zwischen den verschiedenen Teilgebieten der Zone bestehen. Ihre Erklärung kann keine hydrobiologische, nur eine geologische sein und liegt insofern unserem Gedankenkreise ferner.

Es gibt zwei Fischfamilien, die lachsartigen Haplochitoniden und die hechtartigen Galaxiiden, welche auf die Südspitze von Amerika, Australien, Neuseeland und die diesen Ländern benachbarten Inseln beschränkt sind. Es gibt ferner eine Familie der zehnfüßigen Krebse, Parastaciden, die gewissermaßen die nördlichen Astaciden dort jenseits der Tropen vertreten. Die einzelnen Gebiete besitzen von diesen Krebsen verschiedene Gattungen, aber sie alle stehen einander nahe. In Tasmanien gibt es Parastaciden, die Hummergröße erreichen.

Das antarktische Gebiet hat nur sehr wenig süße Gewässer. Was dort lebt, stellt sich als kümmerlicher Auszug der eben besprochenen Zone dar. Ein Copepode, der eine auf sie beschränkte Gruppe darstellt, ist dort gefunden worden.

Literaturverzeichnis.

Das Verzeichnis enthält hauptsächlich Zusammenfassungen über Teilgebiete und solche Schriften, die Hauptprobleme der Hydrobiologie behandeln. Das deutsche Schrifttum wurde darin bevorzugt.

A. Zeitschriften und Sammelwerke.

Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, herausgegeben von R. Woltereck u. a. Leipzig, seit 1908.

Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde (früher: Forschungsberichte aus der Biol. Station zu Plön), herausgegeben von A. Thienemann. Stuttgart, seit 1893.

Annales de Biologie lacustre, herausgegeben von E. Rousseau. Brüssel, seit 1906.

Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Komm. zur Wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel und der Biol. Anstalt auf Helgoland. Kiel und Leipzig, seit 1871.

Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldtstiftung, herausgegeben von V. Hensen. Kiel und Leipzig, seit 1892.

Nordisches Plankton, herausgegeben von K. Brandt und C. Apstein. 21 Teile. Kiel und Leipzig, seit 1901.

Die Süßwasserfauna Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, herausgegeben von A. Brauer. 19 Hefte. Jena, seit 1909.

Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, herausgegeben von A. Pascher. 16 Hefte. Jena 1909 ff.

B. Einzelschriften.

Allen, E. J., Food from the Sea. Journ. Mar. Biol. Associat. Plymouth, Vol. XI, 1917.

Ders. u. Nelson, E. W., On the Artificial Culture of Marine Plankton Organisms. Ebenda, Vol. VIII, 1910.

Apstein, C., Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig 1896.

Ders., Tierleben der Hochsee. Kiel, Leipzig, Tsingtau 1905.

Birge, E. A. and Juday, Ch., The Inland Lakes of Wisconsin. The Dissolved Gases of the Water and their Biological Significance. Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv. Bull., Vol. XXII, 1911.

Blochmann, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg 1895.

Brandt, K., Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Ergebn. Plankton Exp., Bd. I, 1892.

Ders., Über den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresunters. (N. F.) Kiel. Erste Abhandlung, Bd. IV, 1899; zweite Abhandlung, Bd. VI, 1902; dritte Abhandlung, Bd. XVIII, 1920.

Ders., Über Menge und Bedeutung der wichtigsten Pflanzennährstoffe im Meere. Festschrift Preuß. Komm. Wiss. Untersuchung deutscher Meere. Kiel 1921.

Brauer, A., Fische. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. V, 1906.

Chun, C., Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Zoologica, Heft 1, 1887.

Ders., Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Ebenda, Heft 19, 1896.

Ders., Die Beziehungen zwischen arktischem und antarktischem Plankton. Stuttgart 1897.

Ders., Aus den Tiefen des Weltmeers. 2. Aufl. Jena 1903.

Darwin, Ch., Über den Bau und die Verbreitung der Korallenriffe, übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1899.
Döderlein, L., Über Wasser- und Landtiere. Zool. Anz., Bd. XL, 1912.
Ekman, Sv., Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. VII, 1915.
Eyferth, B., Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. 3. Aufl. von W. Schönichen und A. Kalberlah. Braunschweig 1900.
Forel, F. A., Le Léman. Monographie limnologique, Tom. III. Lausanne 1901.
Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Drei Bände. Jena 1905—1911.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. Marburg 1891.
Grau, H., Das Plankton des norwegischen Nordmeers von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten aus behandelt. Rep. Norweg. Fish. Mar.-Invest., Bd. II, 1902.
Ders., Plankton. Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. VII, 1912.
Haeckel, E., Planktonstudien. Jen. Zeitschr. Naturwiss., Bd. XXV, 1891.
Haecker, V., Tiefseeradiolarien. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. 1898/99, Bd. XIV, 1908.
Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5. Bericht Komm. Wiss. Unters. deutsch. Meere. Kiel 1887.
Ders., Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Ergebn. Plankton-Exped., Bd. V. Kiel und Leipzig 1911.
Hentschel, E., Das Leben des Süßwassers. München 1909.
Ders., Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen. Mitteil. Zool. Mus. Hamburg, Bd. XXXIII, 1916.
Ders., Über den Bewuchs auf den treibenden Tangen der Sargassosee. Mitt. Zool. Staatsinstitut Hamburg, Bd. XXXVIII, 1922.
Ders., Der Bewuchs an Seeschiffen. Internat. Revue Hydrobiologie. (Im Druck.)
Johnstone, J., Conditions of Life in the Sea. Cambridge Biol. Series. Cambridge 1908.
Juday, Ch., The Diurnal Movement of the Plankton Crustacea. Transactions Wisconsin Academy Sc., Vol. XIV, 1904.
Karsten, G. (Das Phytoplankton der Valdivia-Expedition). Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. II, 2. Teil, 1907.
Kirchner, O., Die mikroskopische Pflanzenwelt des Süßwassers. 2. Aufl. Hamburg 1891.
Ders., Loew E. u. Schröter, C., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart 1908.
Knauthe, K., Das Süßwasser 1907.
Kolkwitz, R., Die biologische Selbstreinigung der natürlichen Gewässer. — Mykologie und Reinigung von Abwässern. Lafars Handb. Techn. Mykologie, Bd. III, 1906.
Ders. u. Marsson, M., Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXVIa, 1908.
Dies., Ökologie der tierischen Saprobien. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. II, 1909.
Kofoid, Ch., The Plankton of the Illinois River 1894—1899. Bull. Illinois State Laboratory, Bd. VIII, 1903.
Krümmel, O., Die nordatlantische Sargassosee. Peterm. Mitteil., Bd. XXXVII, 1891.
Kükenthal, W., Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen. Veröffentl. Inst. Meereskunde Berlin, Heft 11, 1907.
Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. 3. Aufl. Herausgegeben v. R. Lauterborn. Leipzig. (Im Druck.)
Lauterborn, R., Die sapropelische Lebewelt. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.
Ders., Süßwasserfauna. Handwörterb. Naturw., Bd. IX, 1913.
Ders., Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. 3 Teile. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Math. Nat. Kl. 1916—1918.
Lohmann, H., Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. (N. F.), Abt. Kiel, Bd. X, 1908.
Ders., Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. IV, 1911.
Ders., Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee. Veröffentl. Inst. Meereskunde Berlin (N. F.) A. Heft 1, 1912.
Ders., Die Probleme der modernen Planktonforschung. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Bd. XXII, 1912.
Ders., Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zentrifugenfänge während der Ausreise der „Deutschland" 1911. Arch. Biontologie, Bd. IV, 1920.

Magnin, Recherches sur la végétation des Lacs du Jura. Rev. gén. Botan., T. V, 1893.
Meisenheimer, J., Pteropoden. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. IX, 1905.
Mez, C., Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin 1908.
Murray, J. u. Hjort, J., The Depths of the Ocean. London 1912.
Nathansohn, A., Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. I, 1908.
Ders., Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegung für die Produktion des Planktons im Meere. Abh. Math. Naturw. Kl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Nr. 5, 1906.
Naumann, E., Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. II. Über das Neuston des Süßwassers. Biol. Zentralbl., Bd. XXXVII, 1917.
Ders., Einige Grundlagen der regionalen Limnologie. Lunds Universitets Aarsskrift (N. F.) Avd. 2, Bd. XVII, 1921.
Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena 1922.
Ostwald, Wolfg., Zur Theorie des Planktons. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, 1902.
Petersen, C. G. J., Valnation of the Sea II. The Animal Communities of the Sea Bottom and their importance for marine Zoogeography. Rep. Danish. Biol. Stat., Vol. XXI, 1913.
Ders., The Sea Bottom and its Production of Fish Food. Ebenda 1918.
Pfeffer, G., Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg 1891.
Pütter, A., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.
Regnard, P., La vie dans les eaux. Paris 1891.
Ruttner, F., Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. Fortschr. Naturw. Forschung, Bd. X, 1914.
Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
Ders., Wasserpflanzen. Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. X, 1915.
Schütt, F., Das Pflanzenleben der Hochsee. Ergebn. Plankton-Exped., Bd. Iff., 1892.
Semper, K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880.
Steinmann, P., Praktikum der Süßwasserbiologie. I. Die Organismen des fließenden Wassers. Berlin 1915.
Steuer, A., Planktonkunde. Leipzig und Berlin 1910.
Thienemann, A., Der Bergbach des Sauerlandes. Internat. Revue Hydrobiologie, Suppl. 1912.
Ders., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna der norddeutschen Seen. Arch. Hydrobiologie, Bd. XII, 1918.
Ders., Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturw. Wochenschr. (N. F.), Bd. XVII, 1918.
Walther, J., Bionomie des Meeres. (Einleitung in die Geologie, I. Teil.) Jena 1893/94.
Warming, E. u. Graebner, P., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.
Wesenberg-Lund, C., Plankton Investigations of the Danish Lakes. General Part. The Baltic Freshwater Plankton, its Origin and Variation. Kopenhagen 1908.
Ders., Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschung. Internat. Revue Hydrobiologie. Biol. Supplem. I, 1916.
Ders., Insektlivet i Ferske Vande. Kopenhagen 1915.
Ders., Furesöstudier. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturv. Afd. (8), Bd. III, 1917.
Woltereck, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Bd. XIX, 1909.
Ders., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogenannten Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren. Zoologica, Heft 67, 1913.
Ders., Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. IX, 1920.
Wood-Jones, F., Coral and Atolls. London 1910.
Zacharias, O. u. a., Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Zwei Bände. Leipzig 1891.
Zschokke, F., Die Tierwelt in den Hochgebirgsseen. Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss., Bd. XXXVII, 1900.
Ders., Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas, eine geographisch-faunistische Studie. Leipzig 1911.

Sachregister.

Die mit einem Stern versehenen Zahlen verweisen auf die zusammenfassenden Besprechungen in den drei speziellen Teilen des Buches.

Aal 70, 175, 204.
Aare 176.
Abra 126.
Abramis brama 174.
Abwässer 12, 94.
Abwasserbiologie 4, 7.
Abwasserflora 119.
Abwassergemeinschaften 113.
Abyssal 121, 122, 183.
Acanthephyra 150.
— multispina 191.
Acanthocephalen 78.
Acanthometriden 50 f., 148.
Acipenseriden 207.
Acrania 84.
Actinia equina 170.
Adamsia palliata 63.
Adeliepinguin 197.
Aeolis 129.
Aërenchym 21.
Äsche 133, 174.
Äschenregion 141, 174.
Aeschna 41.
— maculatissima 25.
Ästuar 176.
Ästuarplankton 128.
Aggregatzustand 103.
Aglaophenia 106.
Agonus 129.
Albatroß 109, 199, 201.
Alburnus lucidus 130.
Alciopiden 78.
Alcyonium 126.
Algen 73*.
Alisma 75.
Alma 78.
Alosa 175.
Alpenseen 184.
Altwässer 176.
Amazonenstrom 161, 178, 203 f., 208.
Amblyopsis spelaeus 132.
Amblyrhynchus 85, 205.
Amblystoma 85.
Amia 207.
Amniota 85*.
Amoebozoa 75*.
Amphibia 85*.
Amphilepis-Pecten-Gemeinschaft 126.
Amphineuren 79*.
Amphioxus 83 f.
Amphiura chiajei 112.
Ampullaria 30, 31, 66.
Amur 177.
Anabaena 104, 121.
Anabantidae 30.
Anabas 9, 84.
Anadrome 175.
Ancylonema nordenskjöldii 102.
Ancylus 79, 101, 133.
— fluviatilis 64.
Ancylus-See 207.
Angewandte Hydrobiologie 7.
Anguillula aceti 93.
Anneliden 78*.
Anodonta 79.
Antedon 82.
Antennarius 208.
Anthozoa 76*.
Anuraea 121.
— cochlearis 16.
Aphanizomenon 121.
Appendicularien 83*.
Aptenodytes forsteri 197.
— patagonica 36.
Apterygogenea 82*.
Apus 38, 65, 132.
— glacialis 206.
— productus 132.
Arachnoidea 81*.
Arapaima gigas 208.
Archibenthale Fauna 163.
Arctocephalus ursinus 109.
Arenicola 23, 78, 136.
— marina 99, 126, 130.
Argonauta 80, 151.
— argo 44, 68.
Argyroneta 29, 38.
— aquatica 27, 29, 81.
Argyropelecus 59.
Arktische Tiefsee 194 f.
Arktisches Süßwasser 206*.
Armfüßler 80*.
Armleuchtergewächse 74*.
Artemia salina 11, 91.
Arvicola 85.
Ascidien 83*.
Ascophyllum 170.
— nodosum 10.
— scorpioides 10.
Asellus 176.
— cavaticus 125, 183.
Asplanchna 121.
— priodonta 182.
Asselspinnen 81*.
Astaciden 208.
Astacus 207.
Asterionella 73, 121, 207.
— gracillima 182.
Asteroidea 83*.
Atembewegungen 20.
Atemparasitismus 29.
Atlantisches Warmwassergebiet 201*.
Atmung 19.
Atmungsorgane 21.
Atoll 105, 118, 166, 205.
Atolla 149.
Atyiden 208.
Aufgüsse 65.
Auge der Fische 58.
Auricularia 83.
Auster 79, 114.
Austernbank 118, 126.
Austrocknung 65, 132, 142, 208.
Autökologie 88.
Avicennia 75, 130.
Axolotl 22, 85.
Azoisch 181.
Azoren 151.

Bachgemeinschaft 133*.
Bacillariophyta 73*.
Badeschwamm 202.
Bärtierchen 65, 66, 82*.
Baëtis 24.
Baikalsee 143, 183, 193, 207.
Bakterien 72, 147.
Balaena australis 201.

Balaena biskayensis 201.
— mysticetus 54, 195.
Balaenoptera musculus 198.
— physalus 199.
Balanoglossus 83.
Balanus 99 f., 130, 137, 191.
— balanoides 170.
— improvisus 90.
Bandfisch 152.
Barben 174, 176, 207.
Barbenregion 141, 174.
Barbus 207.
— fluviatilis 174.
Barentsmeer 196.
Bartenwale 53, 71.
Bathyale Fauna 163.
Bathypelagische Fauna 121, 149.
Batrachospermum 74.
Beggiatoa 72.
Belte 190.
Benguelastrom 161, 203.
Benthal 5, 32 u. a.
Benthos 5, 32.
Beringsmeer 109, 194.
Beringstraße 196.
Bermudas 138, 166, 203.
Bewegung des Wassers 13, 94, 117.
Biber 85.
Biddulphia 73.
— mobiliensis 161.
— sinensis 142.
Biocönotik 88.
Bipinnaria 83.
Bipolarität 3, 197*, 201.
Birgus latro 30.
Bisamratte 85.
Bithynia 79.
Bläßhuhn 130.
Blasenqualle 43.
Blasentang 44, 192.
Blattformen 14.
Blattkäfer 69.
Blauhai 35.
Blauwal 140, 198.
Blei 174.
Bleiregion 141, 174.
Blumenbinse 75.
Blutseen 117.
Bodenfauna und -flora 163.
Bodengemeinschaften 112, 122*.
Bodengreifer 6, 7.
Bodenrenke 183.
Bodensee 176, 186.
Bonito 152, 203.
Boreales Gebiet 198 f.*
Bosmina 121, 179, 207.
— coregoni 16, 17.
— longirostris-corn. 131.
Botryococcus 121.
Bottnischer Meerbusen 190 f.
Brachiolaria 83.
Brachionus 131.
Brachiopoda 80*.
Brackwasserplankton 119.
Branchiostoma 84.
Branchipus 38, 65, 132.
— stagnalis 11.
Brandt 4.
Brandung 97.
Brandungsgemeinschaft 119, 128.
Brasilstrom 157, 203.
Brassen 174, 176.
Braunalgen 74*.
Braunfisch 199.
Braunwasserseen 188.
Brissopsis 126.
— lyrifera 112.
Brissopsis-chiajei-Gemeinschaft 112.
Bruguiera 75, 130.
Brutpflege 68.
Bryophyta 74*.
Bryozoa 80*.
Buccinum 126.
Buckelwal 37, 140, 199.
Butomus 75.
Butt 191.
Bythotrephes 121, 179, 187.

Calanus 117.
— finmarchicus 111, 195.
— hyperboreus 111, 195.
Calcarea 76*.
Calliteuthis 149.
Callitriche 75.
Calyptrosphaera oblonga 139, 155.
Cambaroides 207.
Cambarus 207.
— pellucidus 132.
Carassius vulgaris 131.
Carcharias glaucus 35.
Carchesium lachmanni 12.
— polypinum 12.
Cardium 114, 136.
— edule 126, 130.
Carettschildkröte 36.
Carinaria 152.
Carteria 117, 131.
Castor 37, 85.
Caulerpa 74.
Cephalodiscus 83.
Cephalopoden 80*.
Ceramium 74.
Ceratium 50, 117, 121.
— hirundinella 16, 73, 187, 206 f.
— tripos 16, 73, 157 f.
Ceratodus 208.
Ceratophyllum 67, 75, 176.
Cestoden 78.
Cestus veneris 49.
Cetacea 37, 85.
Chaetoceras 50, 73, 139.
Chaetodontiden 128.
Chaetognathen 83.
Chaetophora 74.
Challenger 2, 194.
Chara 74, 186.
Characiniden 208.
Charophyta 74*.
Chelone imbricata 36, 202.
— viridis 36, 202.
Chelonia 85.
Chiridothea entomon 207.
Chironomiden 20, 68, 69, 131, 132, 183, 206.
Chironomus 131, 188 f.
Chiton 63, 96, 126, 128.
Chlamydomonas 73, 114, 117, 131, 132.
Chlamydothrix 72.
Chlorophyceen 74*.
Chondrostoma nasus 176.
Chondrus crispus 129.
Chordatiere 83*.
Chromatium 72.
— okeni 117.
Chromiden 208.
Chromulina rosanoffi 102, 104.
Chun 4.
Ciconiae 85.
Ciliata 75*.
Cladophora 15, 74, 169.
Cladothrix 72, 93.
— dichotoma 12, 93.
Clathrocystis 48, 72, 104, 121, 179.
— aeruginosa 104.
Clavellina 129.
Clione limacina 112, 195, 197.
Closterium 73.
Clupea 202.
— harengus 198.
— sprattus 198.
Clupeiden 198.
Clytia 106.
Cobitis fossilis 25.
Coccolithophora fragilis 139, 156.
Coccolithophoriden 120.
Cölenteraten 76*.
Cönobiotik 5, 135.
Collozoum inerme 48.
Colpoda cucullulus 64.
Comatula 82.
Conferva 74.
Conjugatae 73*.
Copelata 83*.
Copepodenplankton 118.
Corallina 74.
Corallium rubrum 126.
Cordylophora 12, 76, 118, 192.
— lacustris 90, 133, 141.
Coregonus 181, 188.
— fera 183.
— maraena 188.
Corethra 39, 49, 62, 70, 82, 188 f.
— plumicornis 39, 40.
Corixa 27.

Cornacuspongida 76.
Corophium 130, 133.
— lacustre 191.
Coryphaena 119, 203.
Coscinodiscus 73, 162.
— subtilis 90, 128, 191.
Cosmarium 73.
Cottus quadricornis 207.
Cranchia 152.
Crangon 130, 191.
Crenothrix 72.
Crinoiden 82.
Cristatella 80.
Crocodilus porosus 85.
Crustacea 81*.
Cryptomonas 73.
Ctenophora 77*.
Culex 24, 28 f., 31, 39, 69, 70, 132.
Cyanophyceen 72*.
Cyclops 121, 187.
— strenuus 207.
Cyclostomatiden 84, 207.
Cyclotella 73.
Cyclothone 62, 149, 150, 151.
— elongata 150.
— microdon 151.
Cyklomorphosen 16.
Cyperaceen 131.
Cyphonautes 80, 138.
Cypriniden 176, 207 f.
Cyprinodonten 208.
Cystophora cristata 109, 195.
Cystosira 74, 164, 169, 201.

Dactylopterus 61, 84.
Daphne 179, 207.
— hyalina 17.
— longispina 181 f.
— pulex 64.
Daption capense 201.
Darwin 2 f., 166.
Dauereier 65, 189.
Dauerstadien 64, 132.
Decapodenlarven 51.
Delesseria 74.
Delphinapterus leucas 195.
Delphinus delphis 35, 202.
Dendroceratida 76.
Dendrocoelum 133.
— lacteum 125, 184.
Denitrifizierende Bakterien 72, 161, 172.
Dero 78.
Desmidiaceen 73.
Desmoplankton 118.
Desoria nivalis 102.
Detritus 13, 105, 151, 160.
Deutschland - Expedition 138 f., 154 ff.
Diaphanosoma 121, 187.
Diaptomus 65, 121, 131.
— gracilis 181 ff., 207.
Diatoma 73.
Diatomeae 73*.
Dictyota dichotoma 129.
Diego Garcia 168.
Dinobryon 73, 118, 121, 207.
Diomedea 109, 199, 201.
Diplosoma 129.
Dipnoi 27, 84, 208.
Dissomma anale 59.
Dögling 128, 199.
Dohrn 2.
Dolomedes fimbriatus 43.
Donatia 69.
Donau 177.
Doppelatmung 29.
Doris 129.
Dorsch 10, 191, 198.
Dorylaimus 77.
Dreikantmuschel 177.
Dreissena 79, 133, 202.
— polymorpha 141, 177.
Druck des Wassers 15.
Dugong 205.
Durvillea 200.
Dystrophe Seen 188.
Dytiscus 29.
— marginalis 27.

Echinocardium 126.
Echinoderes 78.
Echinoidea 83.
Echinothuridae 122.
Echiuroideen 78.
Ectocarpus 74, 169.
Edaphische Faktoren 184.
Einsiedlerkrebs 63.
Einzellige Tiere 75.
Eisbär 85.
Eisenbakterien 72.
Eismeer, nördliches 194*.
— südliches 196*.
Elasipoda 122.
Elbe 113, 141 f., 162.
Eleutherozoa 83*.
Elfenbeinmöve 195.
Elpidia spec. 151.
Elpidiidae 122.
Emys orbicularis 37.
Enhydra 37, 85.
Entenmuschel 144.
Enteromorpha 11, 74, 99 f., 130, 169, 191.
— intestinalis 90.
Enteropneusten 83*.
Entoprocten 78.
Entwicklung 70.
Ephippium 64 f.
Ephydatia 76.
Ephydra 90 f.
Epilimnion 178.
Epistylis 16.
Eristalis tenax 28, 93.
Ernährung 52.
Errantia 38.
Esociden 207.
Essigälchen 93.
Esthland 190.
Eudorina 48, 74, 131.
Euglena 73, 114, 131 f.
— sanguinea 117.
— viridis 117.
Eumycetes 74*.
Eunice viridis 68, 78, 110.
Euphausiiden 112, 117.
Eurybath 183.
Euryhalin 10.
Eurytemora affinis 90, 128.
Eurytherm 102.
Euspongia 126.
Eutracheata 82*.
Eutrophe Seen 188.
Exocoetus 61, 84.

Fadenbakterien 93.
Färbung 61.
Färbung des Wassers 117.
Färöer 169.
Fäulnisbakterien 72, 93.
Falklandstrom 157.
Fangnetze 74.
Faulschlamm 131.
Felchen 181.
Felsgrundgemeinschaften 126*.
Festsitzende Lebensweise 45 f.
Festsitzende Tiere 113.
Feuerwalzen 48, 83.
Fiber 85.
Ficulina ficus 63.
Finnwal 140, 199.
Fischblase 15.
Fische 84*.
Fischegel 78.
Fischereibiologie 7.
Fischerwurm 99, 126.
Fischotter 37, 85.
Fissurella 63.
Flachsee 159.
Flachwassergemeinschaften 126*.
Flagellata 73*, 75*.
Flechten 74*.
Fleischfressende Pflanzen 56.
Fliegende Fische 61, 84, 119, 122, 203.
Fließende Gewässer 100.
Floridastrom 152.
Flossen 36.
Fluchtvermögen 61.
Flunder 191.
Flußdelphine 178.
Flußkrebs 39, 207.
Flußplankton 118, 134*.
Fontinalis 74, 101, 133, 175.
Forbes 3.
Forel 3.
Forelle 133, 174, 176.
Forellenregion 141, 174.
Formwiderstand 47, 49.
Fredericella 125.
Fregata aquila 203.
Fregatvogel 203.

Freischwimmende Tiere 162.
Freiwassergemeinschaften 119*.
Frösche 22, 131.
Froschbiß 75, 136.
Froschlaich 48
Froschlarven 22.
Froschlöffel 75.
Fucaceen 44, 169.
Fucus 74, 99, 170.
— serratus 129.
— vesiculosus 10, 44, 129, 192.
Fulica atra 130.
Fungi 74*.
Fursee 187.

Gadiden 198.
Gadus aeglefinus 198.
— morrhua 10, 198.
Galapagos 197, 204 f.
Galaxiiden 209.
Gallinula chloropus 130.
Gammarus 133, 176, 191.
Ganges 178, 208.
Garneelen 130.
Gase 12, 93.
Gasterosteus 131.
Gastropoda 79*.
Gastrotrichen 77.
Gavialis gangeticus 27.
Gefäßpflanzen 74*.
Geißelpflanzen 73*.
Geißeltiere 75*.
Gelbrand 27.
Gelöste Stoffe 12, 89.
Gemäßigte Zone 206*.
Gemmula 64, 65.
Gerris 43, 82, 131.
Geschlechtsprodukte 108.
Gestalt der Nektonten 34.
Gezeiten 98, 162, 192.
Gibraltar 139.
Gigantocypris 149.
Glasaale 109.
Glaucus 79, 122, 152.
Gliederfüßler 80*.
Globicephalus 36, 199.
Globigerina 49, 51, 75.
— bulloides 51.
Globigerinenschlick 106.
Glochidien 79.
Gobius 128.
Goldmakrelen 119, 152, 203.
Golfkraut 69, 115, 137 f., 204.
Golfstrom 138, 157, 198, 203.
Gomphonema 73.
Gonium 73.
Gonotoccus 139.
Gordius aquaticus 77.
Gotland 190.
Grallae 85.
Grasfrosch 48.
Grenzwassergemeinschaften 121*.
Grindwal 36, 199.
Grönlandwal 54, 140, 195.
Grönländischer Seehund 108, 195.
Grottenolm 22, 132.
Grünalgen 74*.
Guadeloupe 205.
Guineastrom 157, 203.
Gymnodinium tenuissimum 187.
Gymnotidae 208.
Gyrinus 37, 42, 58, 61, 82.
Gyttja 107, 124, 183 f., 188.

Haarsterne 82.
Haeckel 5.
Hahnenfuß 75.
Haie 119.
Halichondria 129.
Halicore dugong 205.
Halidrys siliquosa 129.
Haliotis 63, 96, 128.
Halobates 43, 69, 81 f., 122.
Halostase 138.
Hamburger Hafen 16, 113.
Haplochitoniden 209.
Haploops 126.
— tubicola 126.
Haubentaucher 36.
Hautatmung 29.
Hecht 114, 191, 207.
Heiße Quellen 102.
Helgoland 15, 46, 109, 170, 199.
Heliozoa 75*.
Helodea 75, 176.
— canadensis 67, 92, 186.
Hensen 4, 5.
Hering 84, 109, 113 f., 128, 137, 191, 198.
Heringshai 114.
Heringskönig 35.
Herpobdella 40, 78, 133
Herzmuschel 114.
Hexacorallia 128.
Hibernakeln 64.
Hippuris 75.
Hirudineen 78*.
Histiophorus 35.
Historische Ereignisse 114.
Hochseeplankton 119*.
Hochseepleuston 122*.
Höhlenkrebse 183.
Hohltiere 76*.
Holobiotik 5, 135.
Holothurioidea 83.
Hornhecht 128.
Hornkraut 67, 75.
Hottonia 75.
Hummer 199.
Humusseen 188.
Hutschnecken 63.
Hyalodaphnia cucullata 16.
Hydra 76.
— fusca 56.
Hydrocharis 20, 67, 75.
Hydrocharitaceae 75.
Hydrodictyon 73.
Hydrogamie 67.
Hydrophilus 27.
— piceus 69.
Hydropsyche 54, 133.
Hydrozoa 76*.
Hydrus 40, 85.
— platurus 40.
Hyperoodon 128, 199.
Hypnum 74.
Hypolimnium 178.

Ichthyosauren 35.
Idothea 128, 130.
Igelfisch 152.
Igelkolben 75.
Illex illecebrosus 109.
Impennes 85.
Indopazifik 204*.
Infusionen 65.
Innere Reibung 47.
Interzellularräume 21, 45.
Irmingersee 138, 158.
Island 163.
Isoëtes 74.
Isoplankten 155 f.

Janthina 62, 69, 79, 122 f., 152.
Jahreszeiten 16, 103, 187.
Jan Mayen 109.
Jenissei 177.
Juncus 131.
Jussieua natans 21.

Kabeljau 10, 84, 113 f.
Käferschnecken 79*.
Kaiserpinguin 197.
Kaiser-Wilhelm-Kanal 192.
Kalkalgen 74, 169.
Kalksalze 92.
Kaltwasserplankton 118.
Kanal (Englischer) 138.
Kanaren 151.
Kanarienstrom 138.
Kapelan 84, 195.
Kaptaube 201.
Kapverden 138.
Karausche 131.
Karettschildkröte 202.
Karpfen 16, 114 f., 117, 131.
Kaspisches Meer 202*.
Katadrome 175.
Kattegat 53, 112, 164, 190.
Kaulquappen 40.
Keelingatoll 168.
Kern einer Volksmasse 139, 156.
Kieler Bucht 172.
Kiemen 21 ff.
Kieselalgen 73*.
Kieselsäure 92, 171.
Kinorhynchen 78.
Klappmütze 109, 195.
Klarwasserseen 188.

Kleingewässer 189.
Knephoplankton 118.
Kolbenwasserkäfer 69.
Kommodorskiinseln 109.
Kontinalabhang 163.
Konvektionsströmungen 178.
Konvergenzen 71, 88.
Koralle, rote 202.
Korallenfische 128.
Korallenriff 3, 97, 113, 115, 118, 128*, 140, 165, 202, 203, 205.
Korallenriffauna 118.
Korallenstock 13.
Krabbentaucher 195.
Krebsschere 45.
Krebstiere 81*.
Krill 117.
Kryoplankton 102.
Küsteneinflüsse 159.
Kuroshio 199.

Laboe 111.
Laboulbenia 74.
Labrador 109.
Labradorstrom 157, 196.
Labriden 202.
Labyrinthfische 30 f.
Lachs 85, 175, 206.
Laemargus borealis 195.
Laich 68 f.
Laichkraut 75, 116, 136, 192.
Lamantin 205, 208.
Lamellibranchiaten 79.
Lamellirostres 85.
Laminaria 15, 74, 129, 164, 170, 195.
— digitata 129.
— saccharina 15.
Laminariaceen 44.
Laminarienzone 118, 169.
Lamna 114.
Langhalsen 44.
La Plata 178, 203.
Lari 85.
Larus argenteus 198.
Laubfrosch 69.
Lebensgemeinschaften 4, 85, 88, 143.
Lemna 45, 75, 100, 116.
— trisulca 20.
Lepadiden 122, 137.
Lepas anatifera 54.
— fascicularis 44.
Lepidosiren 30, 208.
Lepidosteus 207.
Leptocephalus 62.
Leptodora 121, 187.
— hyalina 62.
Leptomitus 74.
— lacteus 93.
Lessonia 165, 170, 200.
Leuchtorgane 58 f.
Leucosolenia 129.
Libellula 41.
Libellulidae 25.
Lichina 74.
Licht 15, 17, 104, 117.
Lichtwahrnehmung 57.
Limacina helicina 112, 195, 197.
Limnaea 79.
Limnanthemum 75.
Limnetisches Plankton 118, 121*.
Limnocnida 76.
— tanganjicae 208.
Lithoglyphus 133, 202.
Lithothamnium 98.
Litoral 145, 169, 173, 184.
Litorella lacustris 67.
Littorina 170.
Lofoten 163.
Lohmann 4 f.
Lokalisation 31.
Loligo 35.
Lootsenfisch 119.
Lotosblume 75.
Luftatmer 81, 84.
Luftatmung 25.
Lungenschnecken 27.
Lunzer Untersee 181 f., 185.
Lurche 85*.
Lurchfische 27, 30 f., 66, 84.
Lutra 37, 84.
Lycodes 195, 197.
Lycodidae 195.
Lycotheutis 58.

Macoma 126, 129 f.
— baltica 126, 130.
Macrobiotus 65.
— hufelandi 66.
Macrocheira 96.
Macrocystis 44, 74, 117, 165, 170, 200 f.
Macronectes giganteus 201.
Macrorhinus 201.
Macruridae 194 f.
Macrurus 123, 159.
— parallelus 159.
— rupestris 125.
Madrepora 14.
— convexa 97.
Madreporaria 77.
Madüsee 207.
Maifisch 175.
Makrele 128.
Malaiischer Archipel 164.
Mallotus villosus 109, 195.
Manatus 205, 208.
Mangrove 75, 99, 202.
Mangrovengemeinschaft 130*.
Mansonia 29.
Maränen 181, 188.
Massenversammlungen 109, 113.
Meerleuchten 73, 75.
Meerohr 63.
Meerschlange 40.
Megaptera boops 37, 199.
Melanocetus 149.
Meleagrina margaritifera 205.
Melobesia 74.
Melosira 50, 73, 121, 206 f.
Membranipora 80, 106, 129, 138.
Mendotasee 180.
Menschenhai 152.
Mergulus alle 195.
Mermis 77.
Methoden 5.
Michael Sars (Schiff) 151, 163.
Mießmuschel 10, 79, 114, 128, 137, 170, 192.
Mießmuschelbank 118.
Minimum, Gesetz des — s 92, 171 f.
Mittelmeer 164, 194, 201*.
Möbius 4.
Mönchsrobbe 202.
Molche 22, 85, 131.
Molge 85.
Mollusken 78*.
Monachus albiventes 202.
Mondfisch 119.
Monobiotik 5, 8, 135.
Monocotyledoneae 75*.
Monocyklische Entwicklung 17, 189, 206.
Monodon monoceros 195.
Monotones Plankton 118.
Monsun 162.
Moorgemeinschaft 131.
Moostierchen 80*.
Mormyridae 208.
Mudlinie 161, 163.
Müller, Johannes 3.
Müllersches Gesetz 51.
Müllersche Larve 77.
Muscheln 79*.
Mya 136.
— arenaria 99, 126, 130.
Myriophyllum 75, 176.
Mysis 128.
— relicta 184.
Mystacoceti 53, 84.
Mytilus 10, 79, 99, 114, 137, 170, 192.

Nährsalze 12, 91.
Nährschicht 179 f.
Naididen 78.
Najas 67.
Nannoplankton 118, 147.
Narwal 140, 195.
Nase 176.
Natrongewässer 91.
Naucrates 119.
Nautilus 34, 80.
Navicula 73.
Neapel 2, 104, 142.
Nearktisches Gebiet 207*.

Nekrotoccus 139.
Nekton 5, 32, 34 u. a.
Nelumbo 75.
Nemalion 169.
Nematodes 77*.
Nematomorpha 77*.
Nematoscelis 58.
Nemertini 77*.
Neomys 85.
— fodiens 38.
Neomysis vulgaris 191.
Nepa cinerea 28.
Nepenthes 70.
Nephtys 130.
Nereis 78, 129f., 136.
Neritina 133.
Neritisches Plankton 118, 127, 161.
Neufundland 113, 152, 163f., 196, 198.
Neunaugen 175, 207.
Nilhecht 208.
Niphargus 132.
— puteanus 125, 183.
Nitella 74, 186.
Nitrifizierende Bakterien 72, 172.
Nixkraut 67, 75.
Noctiluca 75, 130.
Nordäquatorialstrom 138.
Norddeutsche Seen 184, 188.
Nordkaper 140, 201.
Nordpazifik 199*.
Nordsee 138, 141, 163, 190, 198f., 201.
Norwegen 126, 164.
Nostoc 48.
Notale Zone 200*.
Notholca 121, 187.
— longispina 182.
Notodromas monacha 43.
Notonecta glauca 27, 38.
Notothenia 197.
Nuphar 69, 75, 130, 186.
Nymphaea 69, 75, 186.

Obelaria gelatinosa 192.
Oberflächengemeinschaften 122*.
Oberflächenorganismen 43.
Oberrhein 175f.
Ochotskisches Meer 194, 199.
Odobaenus rosmarus 195.
Oedogonium 74.
Öland 191.
Oerstedt 3.
Oikopleura 55, 138.
Oligochäten 78*.
Oligotrophe Seen 188.
Olm 85.
Ophiuroidea 83.
Orca 114, 128, 199.
Organische Substanzen 12, 92.
Orinoko 203.
Orthagoriscus 119.
Ortserhaltung 43.
Oscillatoria 72, 113, 186.
Osphromenidae 30.
Ostgrönlandstrom 196.
Ostrea 79.
Ostsee 143, 162, 190, 198, 207.
Otariidae 37, 199, 201.

Paläarktisches Gebiet 209*.
Palaemon 128.
Palaemoniden 208.
Palauinseln 169.
Palmendieb 30.
Palolowurm 68, 78, 110.
Paludicella 80.
Pandorina 73, 131.
Pantopoden 81*.
Papiernautilus 44, 68.
Para 138.
Paramaecium 35, 55.
Parastaciden 209.
Patagonien 163.
Patella 63f., 96, 101, 128.
Pecten 41, 79.
— jacobaeus 41.
Pediastrum 73.
Pedicellina 78.
Pelagia 76.
Pelagial 32.
Pelagohydra 76.
Pelagonemertes 77.
Pelagothuria 82.
— natatrix 125.
Pelmatozoa 82.
Pelvetia 169.
Peridineen 120.
Periodische Gewässer 118, 132*.
Periophthalmus 9, 30, 84, 130.
Periphylla 149.
— regina 121.
Perlmuschel 205.
Petschora 162.
Pfeffer 3.
Pfeilkraut 75.
Pfeilwürmer 49, 83*.
Pflanzennährstoffe 171.
Pflanzenplankton 118.
Pflanzenzonen an Seen 186.
Phaeocystis poucheti 49.
Phaeophyceae 74*.
Phaëton 202.
Phaoplankton 118.
Pheronema raphanus 124.
Phoca caspica 202.
— foetida 143.
— groenlandica 109, 195.
Phocaena communis 26, 199.
Phocidae 37.
Phoronidea 80*.
Phosphate 171.
Phragmites 130f.
— communis 131, 186.
Phyllomedusa iheringi 69.
Phyllosoma 51.
Physa 79.
Physalia 43, 49, 56, 76, 122f., 152, 203.
Physeter macrocephalus 203.
Phytoflagellata 73*.
Phytoplankton 118.
Pilgermuschel 41.
Pilidium 77.
Pilze 74*.
Pinnipedia 37, 85.
Pisces 84*.
Piscicola 78.
Pisidium 79, 183.
Placophoren 79*.
Planaria alpina 175f., 184.
— gonocephala 175f.
Plankton 3f., 32 u. a.
Planktonexpedition 138.
Planktonforschung 4.
Plaktonnetz 6.
Planktonvolk 139.
Planktonwolken 156.
Planorbis 79.
Planula 76.
Platurus 85, 205.
Pleuronectes platessa 198.
Pleuston 32f., 42, 47 u. a.
Plocamium 74.
Plumatella 80, 130.
Pluteus 83.
Pneumatophore 49.
Podostemon mülleri 95.
— schenckii 95.
Podostemonaceen 21, 67, 75, 94, 208.
Podura 82.
— aquatica 43.
Polarhai 195.
Polarstint 195.
Polarwal 195.
Polyarthra 51, 121.
— platyptera 64, 182.
Polycelis cornuta 175.
— nigra 176.
Polycentropus 54.
Polychäten 78*.
Polyzyklische Entwicklung 17, 189.
Polypteridae 208.
Polysiphonia 74.
— nigrescens 10.
Pomacentriden 128.
Pontella atlantica 43.
Pontisch-kaspisches Gebiet 141.
Porifera 76*.
Porites 97.
Porpita 44, 76, 152.
Portugiesisches Kriegsschiff 43.
Portunus 38.
Posidonia 75, 128, 201.
Potamobius 207.
— astacus 39.
Potamogale 40.

Potamogeton 75, 116, 130, 175f., 186, 192.
Potamoplankton 101, 118f., 134*, 140, 175.
Pottwal 140, 203.
Pribyloffinseln 109.
Produktionsbedingungen 172.
Profunde Fauna 123*, 183.
Proteus 85.
— anguineus 22, 132.
Protococcales 73*.
Protopterus annectens 30.
Protozoen 75*.
Pteridophyta 74*.
Ptychoptera paludosa 28.
Purpurbakterien 72.
Pygopodes 85.
Pygoscelis adeliae 197.
Pyrosoma 48, 83, 203.

Queller 75, 130.

Radiolarien 75*.
Rädertierchen 77*.
Rana 85.
— esculenta 48.
— temporaria 48.
Ranatra 28.
Ranunculus 75.
— baudotii 20.
— lingua 21.
Raphidium nivale 102.
Rattenschwanzlarve 28.
Regalecus banksi 35.
Relikte 143, 183, 207.
Reliktenfauna 118.
Reliktenseen 193.
Renken 181, 188.
Rhein 162.
Rheophilengemeinschaft 118.
Rhizophora 75, 130.
— mangle 99.
Rhizosolenia 49f., 73.
— stolterfothi 139.
Rhodophyceae 74*.
Riccia 74.
Rieselwassergemeinschaft 133*.
Riesensturmvogel 201.
Ringelwürmer 78*.
Rippenqualle 77*.
Rissoa 128.
Rivularia 72, 130.
Rödaat 117.
Röhricht 186.
Rohrhuhn 130.
Rosmaridae 37.
Rotalgen 74*.
Rotatoria 77*.
Rotatorienplankton 118.
Rotes Meer 204.
Ruderplatten 36.
Rückenschwimmer 27.
Rückstoßbewegung 40.
Rügen 190f.
Russisches Kanalsystem 141.

Saccharomyces 93.
Sagitta 83.
Sagittaria 14, 20, 68, 75.
— sagittifolia 14.
Salicornia 75.
— herbacea 91, 130.
Salmo fario 133, 174.
Salmoniden 176f., 207.
Salpen 83*.
Salvinia 74.
Salzgehalt 10f., 89, 191 u. a.
Salzgewässer 90.
Salzseefauna 119.
Saprolegnia 74.
Sapropel 94, 131.
Sargassosee 44, 69, 115, 137f., 144, 172, 204*.
Sargassum 44, 74, 106, 122, 137, 164, 202, 205.
Sargassumbewuchs 118.
Sauerstoff 94, 180.
Sauerstoffzehrung 94, 116.
Sauginfusorien 76*.
Saumriff 166.
Scapholeberis mucronata 42.
Scaphopoden 79.
Scenedesmus 13, 73.
Schaalsee 188.
Schädellose 84*.
Schaffer 179.
Schattenflora 147, 169, 179.
Schelf 126.
Schelfgemeinschaften 126*.
Schellfisch 198.
Schichtung 178, 180.
Schiffsbohrwurm 79.
Schizophyceen 72*.
Schlängelung 40.
Schlammfauna 119.
Schlammpeitzger 25, 31.
Schlammspringer 30f.
Schlangensterne 83*.
Schlundatmer 83*.
Schlupfwinkel 115.
Schnecken 79*.
Schneeplankton 102.
Scholle 198.
Schonen 190.
Schorre 98, 128, 160.
Schranken der Verbreitung 142.
Schützenfisch 57.
Schutzfarben 62.
Schwämme 76*.
Schwammgrund 118.
Schwanzflossen 38, 40.
Schwarzes Meer 94, 202*.
Schwebeanpassungen 52.
Schwebestoffe 13, 105.
Schwefelbakterien 72, 186.
Schwefelwasserstoff 202.
Schwertfisch 34f., 119.
Schwertwal 114, 128, 199.
Schwimmblase 15, 34, 66.
Schwimmhäute 37.
Scirpus 130, 186.
Scolecida 77*.
Scyphozoa 76*.
Sedentaria 78.
Sedimentierorgan 53.
See 123, 178.
Seebär 109.
Seeboden 183.
Seegras 53, 67, 75, 170.
Seegraswiese 118, 128*.
Seeigel 83*.
Seekanne 75.
Seeknödel 15.
See-Elefant 197, 200, 205.
Seenforschung 3.
Seenadel 128.
Seenpleuston 122*.
Seentypen 188.
Seeotter 37, 85.
Seepocke 170.
Seerosen 26, 69, 75, 136, 186.
Seescheiden 83*.
Seeschiffe 100, 143.
Seeschildkröten 26, 35, 202.
Seeschlangen 40.
Seesterne 83.
Seestichling 128.
Seeufergemeinschaften 130*.
Seewalzen 83.
Segelqualle 44, 151.
Selbstreinigung 116.
Semper 2.
Sepia 62.
Serpula 78.
Serpuliden 166.
Sessiles Benthal 45.
Sialis 24, 131.
Sibirische Ströme 177.
Silbermöve 198.
Siluriden 208.
Simulium 24f., 71, 101, 133.
Sinkgeschwindigkeit 47f.
Siphonophora 48.
Sipunculoideen 78.
Siredon pisciforme 22.
Sirenia 37, 85.
Skelettbildungen 63.
Skelettschwund 49.
Skotoplankton 118.
Solenogastrer 79.
Sommerplankton 118.
Sonnentierchen 75*.
Sonneratia 75, 130.
Spaltalgen 72*.
Spaltöffnungen 20.
Spaltpilze 72*.
Sparganium 75.
Spariden 202.
Spezifisches Gewicht 34, 42.
Speicherschicht 179.
Spercheus 43.
Sphaerella nivalis 102.
Sphaerium 13, 79, 105, 192.

Sphaerotilus 72, 93, 113.
— natans 12.
Sphaerozoum 44, 122.
Sphagnophile Fauna 118.
Sphagnum 66, 74, 92, 131, 206.
Spinnentiere 81*.
Spirogyra 73.
Spirorbis 78, 106, 129.
Spirula 80.
Spitzbergen 126.
Spongien 76*.
Spongilla 76.
— lacustris 14, 64.
Spongillidae 76.
Springschwänze 43.
Sprott 84, 114, 128, 137, 191, 198.
Sprungschicht 148 f., 178, 180.
Stachelhäuter 82*.
Standortsbedingungen 89
Starnberger See 186.
Statoblasten 65, 80.
Staurastrum manfeldtii 182.
Stechmücken 28, 69, 132.
Steganopodes 36, 85.
Steigaale 109.
Steinbutt 191.
Steingrundgemeinschaften 126*.
Stenohalin 10.
Stenotherm 102.
Stenotherme Kaltwasserformen 184, 206.
Stentor 55.
Stercorarius 195.
Stichling 131, 206.
Stickstoffverbindungen 171 f.
Stillwasserfauna 96.
Stint 109, 113.
Stockfisch 113.
Stör 85, 175, 207.
Stoffhaushalt des Meeres 4.
Stoffkreislauf 110.
Strandpflanzen 68.
Strandschnecke 170.
Stratiomys 28 f.
Stratiotes 20, 75, 116.
- - aloides 45.
Strömende Gewässer 173.
Strömungen 99.
Strombodengemeinschaft 133*.
Stromplankton 101, 134*.
Stromsysteme 140.
Stromufergemeinschaft133*.
Strudelwürmer 77*.
Styliplankton 118.
Stylocheiron 59.
— mastigophorum 60.
Suberites domuncula 63.
Sublitorale Zone 184.
Substrate 115.
Suctoria 76*.
Südäquatorialstrom 139, 157.
Südpolarland 109.
Südwal 201.
Südwestafrika 109, 163.
Süßwasserpolypen 56.
Süßwasserschwämme 76.
Sumpf 131.
Sumpfschildkröte 37.
Sund 190.
Suppenschildkröte 36, 202.
Synchaeta 121.
Synedra 73.
Syngnathus 128, 204.
Synökologie 88.

Tabellaria 126.
Tahiti 167.
Tanganjika 193, 208.
Tanggemeinschaften 129*.
Tangwälder 118.
Tannenwedel 75
Tanytarsus 188.
Tardigraden 82*.
Tastfangorgane 53.
Tauchenten 26.
Taucher 26.
Taumelkäfer 37, 42, 58, 96.
Tausendblatt 75.
Teich 189.
Teichgemeinschaften 130*.
Teichplankton 118.
Teleskopaugen 59.
Telphusa 208.
Telson 39.
Temperaturextreme 102.
Temporalvariation 16.
Tentaculaten 80*.
Terebella 78.
Teredo 79.
Tethyodea 83*.
Tetraspora 48.
Tetraxonida 76.
Thalassarctos 85.
Thalassiosira 12, 50.
Thalassochelys imbricata 202.
Thaliacea 83*.
Thermalflora 118.
Thomson-Rücken 195.
Thunfisch 114, 202.
Thymallus thymallus 133, 174.
Thynnus pelamys 152, 203.
Tiefenfauna der Seen 123*.
Tiefenschichtung 3, 169.
Tiefenveränderungen 180.
Tiefenverteilung 145.
Tiefsee 193*, 198.
Tiefseeboden 159.
Tiefseefauna 118f., 122*f., 125, 183.
Tiefseeforschung 2.
Tiefseemeduse 121.
Tiefseeplankton 121*.
Tintenfische 80*.
Tintinnen 76.
Tomopteriden 78.
Tomopteris 49.
Torfmoose 66.
Toxotes jaculator 57.
Tracheenkiemen 23ff.
Trapa 75.
Trematoden 78.
Triarthra 51, 121.
Triaxonida 76, 122.
Tribonema 74.
Trichodesmium 72, 117, 120, 138, 147, 153, 155.
— thiebauti 146.
Trichoplankton 118.
Tridacna 63, 128.
Triebstoffe 105.
Trionyx 30.
Trochophora 78f.
Trockenschlaf 66.
Tropikvogel 202f.
Tropisches Süßwasser 208*.
Tubificiden 20, 78, 131, 183, 192, 206.
Tubinares 85.
Tubularia 126.
Tümpel 189.
Tunfisch 114, 202.
Turbellaria 77*.
Turbinarien 202.
Turionen 64.

Übergewicht 47f.
Uferflucht 184.
Uklei 130.
Ulothrix 74.
Ulva 11, 74, 169.
Umbellula 151.
Unio 79, 133, 176.
Urnatella 78.
Utricularia 56, 75.
— vulgaris 56.

Vadale Gemeinschaft 130*.
Vätternsee 186.
Vallisneria 67, 75.
— spiralis 67.
Valonia 74.
Valvata 79.
Vaucheria 74.
Vega-Expedition 164.
Veilchenschnecke 44, 62, 69, 123.
Velella 49, 76, 122, 150, 152.
— spirans 44, 122.
Veligerlarve 79.
Venus 126.
Venusgürtel 49.
Verbreitungsmittel 142.
Verkehrte Schichtung 178.
Vermehrungsfuß 139.
Vernichtungsgröße 139.
Verrucaria 74.
Vertikalwanderungen 180.
Verunreinigung 12.
Victoria 75.

Victoria regia 45.
Vierwaldstättersee 184.
Viviparus 79.
Volksmassen 139, 156.
Volvox 18, 48, 73, 131.
Vorfluter 113.
Vorticelliden 113.

Wärme 15, 101 u. a.
Wahrnehmung 57.
Wallriff 166 f.
Walroß 37, 198.
Wandermuschel 133.
Wasseraloë 75.
Wasseratmer 81, 84.
Wasserblüte 16, 72, 188 f., 206.
Wasserfeder 75.
Wasserfrosch 48.
Wasserhahnenfuß 20.
Wasserläufer 43, 96, 131.
Wasserlinsen 45, 75, 136.
Wassernuß 75.
Wasserpest 75.
Wasserratte 85.
Wasserrosen 45.
Wasserscheiden 177.
Wasserschlauch 56, 75.
Wasserspinne 27, 29, 38.
Wasserspitzmaus 38, 85.
Wasserstern 75.
Watten 99, 136, 170, 192.
Wattenfauna 118.
Wattengemeinschaften 129*.
Wechselatmung 29.
Weichschildkröte 30.
Weichtiere 78*.
Weißwal 140, 177, 195.
Wellenbewegung 96.
Weser 142, 162.
Westamerika, tropisches 205*.
Westindien 164, 202*.
Westwindtrift 200.
Willem-Barents-Expedition 162.
Wimperinfusorien 75.
Windwirkungen 100.
Wintereier 65.
Winterformen 187.
Winterknospen 64.
Wirbeltiere 84*.
Wolffia 75.
Würmer 77 f*.

Xiphias 35, 119.
— gladius 34.

Yoldiameer 207

Zehrer 179.
Ziellose Bewegung 42.
Zoëa 51.
Zooflagellata 75*.
Zostera 53, 67, 75, 99, 128, 170, 201.
Züricher See 176.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) mit der jeweils geltenden und je nach dem Markwert sich verändernden Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes.

Die Süßwasserfauna Deutschlands.

Eine Exkursionsfauna.

Herausgegeben von

Prof. Dr. **A. Brauer,** Berlin.

Heft 1: **Mammalia, Aves, Reptilia, Amphibia, Pisces.** Von P. Matschie, Berlin, A. Reichenow, Berlin, G. Tornier, Berlin, P. Pappenheim, Berlin. Mit 173 Abbild. im Text. IV, 206 S. 1909 Gr.-Z. 5.—, geb. 6.20

Heft 2 A: **Diptera. Zweiflügler.** Von Dr. K. Grünberg, Berlin. I. Teil: **Diptera, exkl. Tendipedidae (Chironomidae).** Mit 348 Abbildungen im Text. IV, 312 S. 1910 Gr.-Z. geb. 7.70

Heft 3/4: **Celeoptera.** Von Edmund Reitter, Berlin. Mit 101 Abbildungen im Text. IV, 235 S. 1909 Gr.-Z. 5.—, geb. 6.—

Heft 5/6: **Trichoptera.** Von Georg Ulmer, Berlin. Mit 467 Abbildungen im im Text. IV, 326 S. 1909 Gr.-Z. 6.50

Heft 7: **Collembola, Neuroptera, Hymenoptera, Rhynchota.** Von R. und H. Heymons, Berlin und Th. Kuhlgatz, Danzig. Mit 111 Abbildungen im Text. IV, 112 S. 1909 Gr.-Z. 2.40

Heft 8: **Ephemeridae, Plecoptera und Lepidoptera.** Von Fr. Klapálek, Karlin b. Prag, K. Grünberg, Berlin. Mit 260 Abbildungen im Text. IV, 163 S. 1909 Gr.-Z. 4.—

Heft 9: **Odonata.** Von F. Ris, Rheinau. Mit 79 Abbild. im Text. IV, 67 S. 1909

Heft 10: **Phyllopoda.** Von L. Keilhack, Berlin. Mit 265 Abb. IV, 112 S. 1909

Heft 11: **Copepoda, Ostracoda, Malacostraca.** Von C. van Douwe, München, Eugen Neresheimer, Wien, V. Vávra, Prag, Ludwig Keilhack, Berlin. Mit 505 Abbildungen im Text. IV, 136 S. 1909

Heft 12: **Araneae, Acarina und Tardigrada.** Von Friedrich Dahl. Berlin, F. Koenike, Bremen und A. Brauer, Berlin. Mit 280 Abbildungen im Text. IV, 191 S. 1909 Gr.-Z. 4.—

Heft 13: **Oligochaeta und Hirudinea.** Von Prof. Dr. W. Michaelsen, Hamburg und Dr. L. Johanson, Göttingen. Mit 144 Abb. IV, 84 S. 1909

Heft 14: **Rotatoria und Gastrotricha.** Von A. Collin, Berlin, H. Dieffenbach, Leipzig, R. Sachse, Leipzig und M. Voigt, Oschatz. Mit 507 Abbildungen im Text. VI, 273 S. 1912

Heft 15: **Nematodes, Gordiidae und Mermithidae.** Von Dr. L. A. Jägerskiöld, Göteburg, Dr. von Linstow, Göttingen und Dr. R. Hartmeyer, Berlin. Mit 155 Abbildungen im Text. V, 92 S. 1909 Gr.-Z. 1.80

Heft 16: **Acanthocephali. — Register der Acanthocephalen und parasitischen Plattwürmer, geordnet nach ihren Wirten.** Bearbeitet von Max Lühe, Königsberg i. Pr. Mit 87 Abb. im Text. IV, 116 S. 1911 Gr.-Z. 3.—, geb. 4.20

Heft 17: **Parasitische Plattwürmer. I: Trematodes.** Von Max Lühe, Königsberg i. Pr. Mit 188 Abbild. im Text, IV, 217 S. 1909 Gr.-Z. 5.—, geb. 6.20

Heft 18: **Parasitische Plattwürmer. II: Cestodes.** Von Max Lühe, Königsberg. Mit 174 Abbildungen im Text. IV, 153 S. 1910 Gr.-Z. 4.—, geb. 5.20

Heft 19: **Mollusca, Nemertini, Bryozoa, Turbellaria, Tricladida, Spongillidae, Hydrozoa.** Von Joh. Thiele, Berlin, R. Hartmeyer, Berlin, L. von Graff, Graz, L. Böhmig, Graz, W. Weltner, Berlin und A. Brauer, Berlin. Mit 436 Abbildungen im Text. IV, 199 S. 1909

Jedes Heft ist einzeln käuflich.

Die Süßwasserflora Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz.

Bearbeitet von Prof. Dr. G. **Beck von Mannagetta und Lerchenau** (Prag), Dr. **O. Borge** (Stockholm), **J. Brunnthaler** † (Wien), Dr. R. **Grönblad** (Helsingfors), Dr. **W. Heering** † (Hamburg), Prof. Dr. **R. Kolkwitz** (Berlin-Steglitz), Dr. **E. Lemmermann** † (Bremen), Dr. **J. Lütkemüller** † (Baden bei Wien), **W. Mönkemeyer** (Leipzig), Prof. Dr. **W. Migula** (Eisenach), Dr. **M. von Minden** (Hamburg), Prof. Dr. A. **Pascher** (Prag), Dr. **H. Printz** (Drontheim), Prof. Dr. **V. Schiffner** (Wien), Prof. Dr. **J. Schiller** (Wien), Prof. Dr. **A. J. Schilling** (Darmstadt), **H. von Schönfeldt** (Eisenach), **C. H. Warnstorf** (Berlin-Friedenau), Prof. Dr. **F. N. Wille** (Christiania), Kustos Dr. **A. Zahlbruckner** (Wien).

Herausgegeben von Prof. Dr. **A. Pascher** (Prag).

*) Heft 1: **Flagellatae I.** (Farblose Flagellaten.) Allgemeiner Teil, von A. Pascher; *Pantostomatinae*, *Protomastiginae*, *Distomatinae*, von E. Lemmermann. Mit 252 Abbild. im Text. IV, 138 S. 1914 Gr.-Z. 3.50, geb. 5.—

*) Heft 2: **Flagellatae II.** *Chrysomonadinae*, *Cryptomonadinae*, *Eugleninae*, *Chloromonadinae und gefärbte Flagellaten unsicherer Stellung.* Von A. Pascher und E. Lemmermann. Mit 398 Abbildungen im Text. IV, 192 S. 1913 Gr.-Z. 5.—, geb. 6.50

*) Heft 3: **Dinoflagellatae (Peridineae)** (*Flagellatae III*). Von A. J. Schilling. Mit 69 Abbildungen im Text. IV, 66 S. 1913 Gr.-Z. 1.80, geb. 3.30

Heft 4: **Volvocales** (*Flagellatae IV*, *Chlorophyceae I*), mit dem allgemeinen Teile der *Chlorophyceae*. Von A. Pascher und H. Printz.

*) Heft 5: **Chlorophyceae II.** *Tetrasporales. Protococcales. Einzellige Gattungen unsicherer Stellung.* Bearbeitet von E. Lemmermann, J. Brunnthaler und A. Pascher. Mit 402 Abbildungen im Text. IV, 250 S. 1915 Gr.-Z. 6.40, geb. 8.—

*) Heft 6: **Chlorophyceae III.** *Ulothrichales*, *Mikrosporales*, *Oedogoniales*. Von W. Heering. Mit 385 Abb. i. Text. IV, 250 S. 1914 Gr.-Z. 6.—, geb. 7.50

*) Heft 7: **Chlorophyceae IV.** *Siphonales*, *Siphonocladiales*. Von W. Heering †, Hamburg. Mit 94 Abb. im Text. IV, 103 S. 1921 Gr.-Z. 2.50, geb. 4.—

Heft 8: **Desmidiaceae.** Von J. Lütkemüller und R. Grönblad.

*) Heft 9: **Zygnemales.** Von O. Borge und A. Pascher. Mit 89 Abbildungen im Text. IV, 51 S. 1913 Gr.-Z. 1.50, geb. 3.—

*) Heft 10: **Bacillariales (Diatomeae).** Von H. v. Schönfeldt. Mit 379 Abbildungen im Text. IV, 187 S. 1913 Gr.-Z. 4.—, geb. 5.50

Heft 11: **Heterokontae.** Von A. Pascher. — **Phaeophyceae.** Von A. Pascher. — **Rhodophyceae.** Von J. Schiller. — **Charales.** Von W. Migula.

Heft 12: **Schizophyceae.** Von F. N. Wille.

Heft 13: **Schizomycetes.** Von R. Kolkwitz. — **Fungi.** Von M. von Minden. — **Lichenes.** Von A. Zahlbruckner.

*) Heft 14: **Bryophyta** (*Sphagnales*, *Bryales*, *Hepaticae*). Von C. H. Warnstorf, W. Mönkemeyer, V. Schiffner. Mit 500 Abbildungen im Text. IV, 222 S. 1914 Gr.-Z. 5.60, geb. 7.—

Heft 15: **Pteridophyta, Anthophyta.** Von G. Beck v. Mannagetta.

Heft 16: **Phytoplankton.** Von A. Pascher.

Die mit *) versehenen Hefte sind erschienen. — Jedes Heft ist einzeln käuflich.

Pflanzenphysiologie. Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Dahlem-Steglitz. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 153 Abbildungen im Text und 12 zum Teil farbigen Tafeln. VI, 304 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 5.50, geb. 8.50

Dieses Buch ist aus Versuchen und Übungen entstanden, die bezweckten, Studierende in die physiologische Botanik einzuführen. Die durch den Krieg und die Nachkriegszeit geschaffene Lage ließ es dem Verfasser bei der vorliegenden neuen Auflage erwünscht erscheinen, die Versuche so einfach wie möglich zu gestalten, ohne ihre Genauigkeit zu beeinträchtigen. Der Stoff ist in der Weise behandelt, daß das Buch als Kombination einer theoretischen und praktischen Physiologie gelten kann. Es ist in erster Linie für diejenigen bestimmt, welche in dem Buch nicht nur lesen, sondern danach auch arbeiten wollen.

Aus der Natur, 12. Jahrg., Heft 4: . . . als ein wahres Meisterstück sind die Abschnitte über Planktonkunde zu bewerten; hier ist der Verfasser auf seinem eigensten Forschungsgebiete und meistert den Stoff mit unübertrefflicher Großzügigkeit. Das Werk kann in Laboratorien aller Art getrost zu den Hilfsbüchern ersten Ranges gezählt werden. Sn.

Pflanzenforschung. Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Dahlem-Steglitz.

1. Heft: **Phanerogamen** (Blütenpflanzen). Mit 37 Abbildungen im Text und 1 farbigen Tafel. V, 64 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 1.50

Diese „Pflanzenforschung" ist als Ergänzung zu der vom Verfasser herausgegebenen, kürzlich in zweiter Auflage erschienenen „Pflanzenphysiologie" gedacht. In einzelnen Schriften werden neuere, möglichst einfache und lehrreiche Versuche, immer unter Verwendung der besten Beispiele, sowie sonstige Einzeldarstellungen für Lernende und Lehrende behandelt. Es kommen im allgemeinen enger umgrenzte Gruppen zur Bearbeitung. Die Darstellung ist in der Hauptsache keine rein theoretische, sondern hat mehr einen Extrakt der Erfahrung zum Gegenstand. Das Ziel dieser Heftfolge liegt darin, wertvolle und erprobte Versuche, Methoden und Beobachtungen so zu schildern, daß sie allgemein belehrend und anregend wirken.

Die Zeichenkunst im Dienst der beschreibenden Naturwissenschaften. Von **Ferdinand Bruns,** Zeichenlehrer am Realgymnasium in Barmbeck-Hamburg. Mit 6 Abbildungen im Text und 44 Tafeln. VIII, 100 S. 4° (30×23 cm) 1922 Gr.-Z. 7.—, geb. 11.—

Inhalt: Einleitung. — Das Zeichnen der „Primitiven". — Zeichnen nach ebenen Gebilden: 1. Blattformen. 2. Schmetterlingsflügel. 3. Die Verwendung der Hinweisstriche. 4. Das Kopieren. 5. Das Zeichnen nach ebenen Schnitten. — Zeichenapparate. — Reproduktionstechnik: Die photomechanischen Reproduktionsmethoden (Lichtdruck, Autotypie, Strichätzung). — Zeichnen nach räumlichen Gebilden: 1. Das Projektionszeichnen (Blattspurstränge, Blütengrundrisse). 2. Blattüberschneidungen. (Gedrehte und gewundene Achsengebilde). 3. Die Perspektive (Blütenstände). — Die Silhouette — Schwarz-Weiß-Malerei. — Licht und Schatten. — Spiegelung und Reflex. — Das Zeichnen nach mikroskopischen Präparaten. — Das Wandtafelzeichnen. — Aus der Geschichte des naturwissenschaftlichen Zeichnens. — Namen- und Sachverzeichnis.

In diesem Buche ist von der Zeichenkunst nur insoweit die Rede, als sie in erster Linie dem Naturwissenschaftler Dienste leisten kann. Es vermittelt ein Lehrverfahren, das sich zum Ziel setzt, den Zeichner zu befähigen, solche Gegenstände mit den Ausdrucksmitteln der Zeichnung und der Malerei nachzubilden, deren Betrachtung Aufgabe der beschreibenden Naturwissenschaften ist, oder Ideen auszudrücken, die dem Arbeitsbereich dieser Wissenschaften angehören.

Das vorliegende Werk ist durchaus wissenschaftlich orientiert und in der Problemstellung und Durchführung vollkommen original und füllt eine Lücke, die nicht nur in der deutschen Literatur, sondern auch im ausländischen Schrifttum allgemein vorhanden ist. Es dürfte allen wissenschaftlich Arbeitenden, die Abbildungen herzustellen haben, große Dienste leisten und namentlich für naturwissenschaftliche Autoren ein schätzbares Unterrichtswerk bilden.

Kostenfrei werden auf Verlangen zugesandt:

Verzeichnis Nr. 42 **Naturwissenschaftliche Bücher** aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena. 20 S. gr. 8° 1922.

Verzeichnis Nr. 43 **Neuere botanische Literatur** aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena. 16 S. gr. 8° 1922.

DRUCK VON ANT. KÄMPFE, JENA.

Bi
H

Hentschel, Ernst
Grundzüge der hydrobiologie.

506193

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
LOWE-MARTIN CO. LIMITED

POST. LEOPOLDINE BORNISCH & CO.
GROSSBUCHBINDEREI. LEIPZIG.